



T 599.312  
CUE  
apa

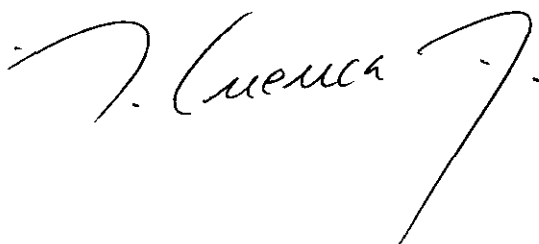
Universidad Complutense de Madrid  
Facultad de Ciencias Biológicas  
Departamento de Biología Animal I

EL APARATO LOCOMOTOR  
DE LOS  
ESCELIDOTERIOS (*EDENTATA*, *MAMMALIA*)  
Y  
SU PALEOBIOLOGIA



*El Director de la Tesis*

Tesis Doctoral  
Juan Cuenca Anaya  
Director: Emiliano Aguirre Enríquez  
1992



R. 21.835

## AGRADECIMIENTOS

Durante el largo tiempo de elaboración de esta tesis, me han prestado su ayuda varias instituciones y bastantes personas. A todos quiero corresponder, aun sin nombrarlos, con palabras sobrias en la expresión, no por ello menos intensas en el agradecimiento.

Ante todo, al director de la tesis, Dr. Emiliano Aguirre, paciente testigo de las varias interrupciones y del lento progreso del trabajo, siempre pendiente de su conclusión.

Al Museo Paleontológico Municipal de Valencia, que siempre me ha dado todas las facilidades para mi investigación como Institución y, personalmente, a sus Directores, Doctores Manuel Martel, Fernando Boscá (†) y Margarita Belinchón, y a sus técnicos y cuidadores, Francisco Martí, José Ricós (†), Francisco Ricós y Amparo Salinas, así como a los responsables municipales de Museos, Santiago Brú y Miguel Angel Catalá.

Al Museo Nacional de Ciencias Naturales, y en especial a la Dra. M<sup>a</sup> Teresa Alberdi, que ha puesto a mi disposición su muy completa biblioteca de paleontología reciente argentina, y al Dr. Jorge Morales, por sus facilidades en el uso de la biblioteca de Vertebrados; a ambos, por su interés en este trabajo.

A los Doctores Rosendo Pascual y Gustavo J. Scillato-Yané, paleontólogos de la Universidad de La Plata, y al Dr. Martín H. Iriondo, cuaternarista del CONICET de Paraná, por su atención, por sus orientaciones tan acertadas, por sus separatas, todo ello a tanta distancia en el espacio, y tanta cercanía en el interés común. Su ayuda me ha sido preciosa.

A mis hijos, también colaboradores en la ejecución material del trabajo, y pacientes de las incomodidades que ha impuesto su realización.

Y, sobre todo, a mi mujer, Ana María, por su aliento y su espera. A ella dedico este trabajo.



## INDICE

<b>INTRODUCCIÓN</b>	1
<b>EL GRUPO DE LOS ESCELIDOTERIOS</b>	4
A) - CARACTERIZACIÓN	4
1.- Caracteres generales	5
2.- Porte y modo de vida	6
3.- Piel	7
4.- Cabeza	7
5.- Dentición	8
6.- Musculatura masticatoria	9
7.- Cuello	9
8.- Tronco	9
9.- Cola	10
10.- Extremidades anteriores y posteriores	10
B) - POSICIÓN SISTEMÁTICA DE ESTE GRUPO	11
1.- Formas del grupo de los escelidoterios	11
2.- Clasificación	13
Hoffstetter (1958 y 1969)	14
Scillato-Yané (1977)	15
Scillato-Yané y Pascual (1985)	16
3.- Evolución de los escelidoterios	16
C) - EL GRUPO EN LA COLECCIÓN "RODRIGO BOTET"	19
D) - ESTADO ACTUAL DE LOS CONOCIMIENTOS SOBRE ESTE GRUPO	21
<b>PLANTEAMIENTO DE LA TESIS</b>	23
A) - OBJETIVO DE ESTA TESIS	23
Límites en este estudio	24
B) - CARACTERÍSTICAS DEL APARATO LOCOMOTOR DE LOS ESCELIDOTERIOS	25
Extremidades	25
Extremidad anterior	26
Cintura	27
Escápula	29
Clavícula	29
Articulaciones de la clavícula	29
Posición de la cintura	30
Estilopodio	30
Zeugopodio	31

## IV

Autopodio.....	32
Basipodio.....	33
Metapodio.....	33
Acropodio.....	34
Otros órganos.....	35
C) - ESTRUCTURA DE LA TESIS .....	36
Partel <sup>a</sup> -Descripción del esqueleto de la extremidad anterior.....	37
a) Descripción de cada hueso.....	37
b) Fotografías.....	38
c) Dibujos.....	38
d) Medidas.....	39
Orden de los epígrafes.....	40
Grupos de descripción.....	40
Parte 2ª-Estudio de la musculatura de la extremidad anterior.....	40
Problemática y objetivos de este estudio.....	40
A)- Descripción de la musculatura.....	42
Clasificación de los músculos.....	43
Abreviaturas.....	43
Descripción de cada músculo.....	44
B)- Inserciones musculares.....	44
Parte 3ª-Anatomía Funcional de la extremidad anterior.....	45
Problemática y objetivos de este estudio.....	45
1º.- Estudio de las articulaciones.....	48
2º.- Estudio de los movimientos.....	48
Parte 4ª.- Paleobiología de los esclidoterios.....	49
Problemática y objetivos de este estudio.....	49
1º.- Los paleoecosistemas de los esclidoterios.....	51
2º.- Locomoción de los esclidoterios.....	52
Problemática y objetivos de este estudio.....	52
3º.- Régimen alimenticio de los esclidoterios.....	53
Problemática y objetivos de este estudio.....	53
Etapas y método en este estudio.....	54
4º.- Defensa de los esclidoterios.....	54
Problemática y objetivos de este estudio.....	55
Apéndice: Continuaciones de este trabajo.....	56
Bibliografía.....	57
Sobre paleontología de los esclidoterios.....	58
Sobre los paleoecosistemas de los esclidoterios.....	58



Sobre Anatomía Descriptiva y Funcional.....	58
<b><u>PARTE 1ª - DESCRIPCIÓN DEL ESQUELETO DE LA EXTREMIDAD</u></b>	
<b><u>ANTERIOR</u></b> .....	60
<u>Clavícula. Índice</u> .....	61
<u>Escápula. Índice</u> .....	72
<u>Húmero. Índice</u> .....	89
<u>Cúbito. Índice</u> .....	125
<u>Radio. Índice</u> .....	150
<u>Mano: CARACTERÍSTICAS</u> .....	173
<u>MATERIAL</u> .....	174
FOTOGRAFÍAS: 755, normas dorsal y palmar.	
728, dorso-lateral. Lám. XII.....	519
740, norma proximal. Dedo I. Lám. XIII.....	521
FIGURAS: accidentes, cara dorsal.....	175
cara palmar.....	176
leyenda.....	177
MEDIDAS: Puntos osteométricos, cara dorsal.....	178
cara palmar.....	179
definición.....	180
Medidas.....	183
<u>Carpo. Índice</u> .....	184
<u>Metacarpo. Índice</u> .....	210
<u>Dedos. Índice</u> .....	237
<b><u>PARTE 2ª - ESTUDIO DE LA MUSCULATURA DE LA</u></b>	
<b><u>EXTREMIDAD ANTERIOR</u></b> .....	266
<u>Descripción de la musculatura</u> .....	267
Clasificación de los músculos.....	268
Clasificación de los músculos - Abreviaturas.....	269
Abreviaturas.....	271
Descripción de cada músculo. Índice.....	272
<u>Inserciones musculares</u> .....	352
Clavícula.....	352
Escápula.....	353
Húmero, cara anterior.....	354
Húmero, cara posterior.....	355
Cúbito, cara interna.....	356
Cúbito, cara externa.....	357
Radio, cara anterior.....	358
Radio, cara posterior.....	359
Mano, cara dorsal.....	360
Mano, cara palmar.....	361

## VI

Leyenda: Abreviaturas.....	362
<b>PARTE 3ª.- ANATOMIA FUNCIONAL DE LA EXTREMIDAD ANTERIOR</b> .....	<b>363</b>
1º.- Estudio de las articulaciones.....	364
Articulación esterno-costoclavicular.....	364
Articulación acromioclavicular.....	366
Articulación escapulo-humeral.....	367
Articulación del codo.....	369
Articulaciones radio-cubitales.....	371
Articulación proximal: caracteres anatómicos.....	371
Extremidades distales del cúbito y radio:	
caracteres anatómicos.....	372
Caracteres funcionales de la prono-supinación.....	372
Articulaciones zeugopodio-carpales.....	373
Articulación radio-carpal.....	374
Articulación cúbito-piramidal.....	375
Articulaciones carpales.....	376
Articulaciones proximales-distales.....	377
Articulación escafoides-metacarpiano I.....	377
Articulación escafoides-trapezoides y	
escafoides-grande.....	377
Articulación semilunar-grande y	
semilunar-ganchudo.....	378
Articulación piramidal-ganchudo.....	378
Articulaciones laterales.....	378
Fila proximal.....	378
Fila distal.....	379
Articulación intermedia del carpo.....	379
Articulaciones carpo-metacarpales.....	379
Articulaciones del M II y del M III.....	380
Articulación del M IV.....	380
Articulaciones intermetacarpales.....	380
Caracteres anatómicos.....	380
Caracteres funcionales.....	381
Articulaciones del acropodio.....	383
Articulaciones metacarpo-falángicas.....	384
Articulación M II-Falange 1ª.....	384
Articulación M III-Falange 1ª.....	384
Articulaciones interfalángicas.....	385
Dedo II: Articulación 1ª-2ª falange.....	385
Dedo II: Articulación 2ª-3ª falange.....	386
Dedo III: Articulación 1ª-2ª falange.....	386

## VII

Dedo III: Articulación 2ª-3ª falange.....	386
<u>2º.- Estudio de los movimientos.....</u>	<u>387</u>
Movimientos del hombro.....	387
Desplazamientos.....	388
Giro.....	390
Movimientos del brazo.....	390
Anterior.....	390
Posterior.....	391
Abducción.....	391
Adducción.....	391
Rotación.....	392
Circunducción.....	393
Movimientos del antebrazo.....	393
Flexión.....	394
Extensión.....	395
Pronación.....	396
Supinación.....	396
Movimientos laterales.....	397
Movimientos de la mano.....	398
Flexión.....	399
Extensión.....	399
Abducción.....	399
Adducción.....	399
Poner en cuenco o en canal.....	400
Movimientos de los dedos.....	400
Flexión.....	401
Extensión.....	401
Movimientos laterales.....	402
<u>PARTE 4ª.- PALEOBIOLOGÍA DE LOS ESCELIDOTERIOS.....</u>	<u>403</u>
<u>1º.-Los paleoecosistemas de los escelidoterios.....</u>	<u>404</u>
La llanura chaco-pampeana en el Cuaternario.....	405
El biotopo.....	406
1.-Relieve.....	406
Cuadro de fenómenos geológicos.....	407
Actividad neotectónica.....	408
Actividad morfogenética.....	408
2.-Hidrografía.....	409
3.-Zonas pantanosas.....	410
4.-Climas.....	411
Oscilaciones climáticas.....	412
Cuadro-marco del cuaternario argentino.....	413

## VIII

La biocenosis.....	413
1.-Formaciones vegetales.....	413
2.-Poblaciones animales.....	416
Otros ecosistemas.....	417
<u>2°.-Locomoción de los escelidoterios.....</u>	<u>419</u>
1.-Marcha.....	420
Formas de marcha de los escelidoterios.....	421
a) Marcha cuadrúpeda.....	422
Análisis de las características.....	422
b) Marcha bípeda.....	425
2.-Natación.....	426
3.-Otros desplazamientos.....	427
a) Chapotear.....	427
b) Girarse.....	428
c) Estaciones y decúbitos.....	428
<u>3°.-Régimen alimenticio de los escelidoterios.....</u>	<u>429</u>
Necesidades alimenticias de los Mamíferos.....	429
a) Metabolismo basal.....	430
Mamíferos homeotermos.....	430
Letargo.....	431
Homeotermia imperfecta.....	432
b) Necesidades energéticas de la locomoción.....	433
c) Aprovechamiento energético de los alimentos.....	434
1°.- Análisis de los caracteres de los escelidoterios.....	436
1.-Tamaño grande y porte masivo.....	436
2.-Movimientos lentos.....	439
3.-Escasa movilidad territorial.....	440
4.-Gregarios.....	440
5.-Marchadores terrestres.....	441
6.-Mano capaz de cavar.....	442
7.-Posibilidad de estación bípeda.....	443
8.-Cabeza alargada.....	443
9.-Lengua muy larga y móvil.....	444
10.-Dentición poco eficiente.....	445
11.-Musculatura masticatoria fuerte.....	446
12.-Aparato digestivo de herbívoro.....	447
13.-Regulación térmica imperfecta.....	449
2°.- Análisis de los caracteres de los ecosistemas.....	452
Análisis de los caracteres de los biotopos.....	453
1.-Llanura muy lisa.....	453
2.-Cursos de agua y formaciones aluviales.....	453

## IX

3.-Zonas pantanosas	455
4.-Variaciones estacionales considerables	457
5.-Variaciones climáticas fuertes	458
Análisis de los caracteres de las biocenosis	460
1.-Formaciones vegetales	460
a) Formaciones con arbolado	460
b) Pampas y zonas pantanosas	461
2.-Poblaciones importantes de herbívoros	462
a) Relaciones alimenticias	463
b) Hallazgos de individuos completos	463
3.-Poblaciones no muy abundantes de carnívoros	465
3°.- Hipótesis sobre el régimen alimenticio de los escelidoterios	467
4°.-La defensa de los escelidoterios	469
1.-Depredadores	469
2.-Defensa pasiva	470
3.-Defensa activa	470
a) Buscar refugio	471
b) Ataque defensivo	472
CONCLUSIONES	475
CONTINUACIONES DE ESTE TRABAJO	479
A) DESCRIPCIÓN Y FIGURACIÓN	480
1°.- Descripción de todas las piezas	480
2°.- Dibujo con dioptrógrafo	480
3°.- Fotografía	481
B) ESTUDIO BIOMÉTRICO	481
1°.- Medidas	481
2°.- Índices	481
3°.- Estudio estadístico biométrico	481
C) ESTUDIO ANATÓMICO	481
1°.- Sistema arterial	481
2°.- Inervación	482
3°.- Articulaciones: cápsulas y ligamentos articulares	482
4°.- Reconstrucción de la musculatura	482
D) ANATOMÍA FUNCIONAL	482
1°.- Amplitud de los movimientos	482
2°.- Potencia de los movimientos	483
3°.- Velocidad de los movimientos	483
BIBLIOGRAFÍA	484
LÁMINAS. Índice	498

# **INTRODUCCION**

El grupo de los esclidoterios, conocido sólo en Suramérica, forma parte del grupo mayor de los Gravígrados, dentro del gran conjunto de los Desdentados y, más en concreto, de los Xenartros.

Los Gravígrados son un grupo singular por varios motivos. En primer lugar por su morfología: grandes, pesados, de movimientos lentos, son formas muy características en el registro fósil americano.

Son singulares también por el éxito biológico que lograron, sobre todo en el Neógeno y Cuaternario, siendo muy abundantes en Suramérica, y extendiéndose por las Antillas y Norteamérica.

Finalmente, son singulares, como los Desdentados en general, porque este éxito lo han conseguido a pesar de su aparente falta de una dentición eficaz, ya desde sus comienzos.

Tan notable como su desarrollo fue su rápida extinción, junto con la de otros muchos grupos de diversos Órdenes en toda América, y que plantea el problema aún no resuelto de encontrar la causa de esta extinción.

La historia paleontológica de los Gravígrados empezó de la manera más espectacular, consiguiendo un irrepetible puesto de honor en esta Ciencia. En efecto, en 1788 el dominico P. Manuel Torres extrajo en Luján el esqueleto casi completo (excepto la cola) de un llamativo cuadrúpedo, que fue enviado por el virrey Marqués de Loreto al Real Gabinete de Historia Natural de Madrid. Allí Juan Bautista Brú montó el esqueleto, que Georges Cuvier interpretó como un pariente de los perezosos y describió en 1796, con el nombre científico de *Megatherium americanum*: Era el primer mamífero fósil montado, interpretado y nombrado científicamente. Es un hito que marca la madurez de la Paleontología como Ciencia.

El primer tercio del siglo XIX, tan turbulento, fue difícil para la Paleontología en Europa y más aún en Suramérica, con el nacimiento de sus naciones. A pesar de ello, los viajes científicos (Humboldt, d'Orbigny, Darwin y, poco después, Castelnau, Weddell...) mantuvieron el interés por Suramérica y aportaron el material necesario para que los paleontólogos realizaran los estudios fundamentales de los mamíferos suramericanos. A mediados de siglo se acrecentó el número de investigaciones, y pronto se dispuso de un considerable volumen de trabajos parciales (Cuvier, Doyère, de Blainville, Lund, Owen, Bravard, Burmeister, Gervais...) que exigían una obra de síntesis.

El mérito fundamental de esta síntesis corresponde a Florentino Ameghino, que la realizó en varias obras, desde 1875 hasta 1906, mientras efectuaba un inmenso trabajo investigador de campo y de museo. Esta sistematización es, no obstante, más meritoria que útil, ya que la errónea interpretación de la correlación estratigráfica de Suramérica con los demás continentes le llevó a situar en ella el origen de todos los principales Órdenes de Mamíferos, y también del Hombre. Sucesivas obras de síntesis (Scott, Simpson, Hoffstetter, Patterson, Pascual...), recogiendo los numerosos trabajos de investigación de este siglo, muchos realizados por ellos mismos, han llevado la Paleomastozoología suramericana a un alto grado de madurez.

Dentro de los Gravígrados, los escelidoterios son un grupo bien caracterizado, sin grandes diferencias morfológicas entre ellos, bastante restringidos en el espacio y en el tiempo, muy abundantes en la llanura chaco-bonaerense en el Neógeno tardío y en el Cuaternario. Herbívoros, grandes o muy grandes, son no obstante menos llamativos que otros grandes Gravígrados.

El grupo de los escelidoterios ha sido poco estudiado en sí mismo y como parte de un ecosistema. No se ha hecho una descripción completa de ellos, y apenas se les ha citado como grupo propio en las interpretaciones filogenéticas de los Gravígrados y de los Xenartra, sin duda por su semejanza con los milodontos, más llamativos, más variados, más extendidos y más antiguos que ellos. En cuanto a su estudio paleobiológico, habría que enmarcarlo en el estudio de los ecosistemas a lo largo del Neógeno y del Cuaternario. Este cuadro general no está hecho para Suramérica, y ningún grupo ha podido ser estudiado adecuadamente, pero menos aún los escelidoterios, ya que los escasos estudios realizados apenas se han ocupado de ellos si no es de modo marginal.

Por el interés paleontológico de este grupo; por estar muy bien representados, en calidad y en cantidad, en la Colección "Rodrigo Botet"; y por estar poco estudiados, he escogido este tema de investigación como trabajo de Tesis doctoral.

\*\*\*\*\*

Antes de abordar el trabajo de investigación, es conveniente determinar su contexto científico y metodológico en una INTRODUCCIÓN, que constará de dos capítulos:



1°.- EL GRUPO DE LOS ESCELIDOTERIOS, en el que se tratan algunas cuestiones previas, necesarias para definir el ámbito científico de este trabajo.

2°.- PLANTEAMIENTO DE LA TESIS, en el que se exponen sus objetivos, método y estructura.

---

## EL GRUPO DE LOS ESCELIDOTERIOS

En este capítulo se tratan brevemente las siguientes cuestiones:

- A) - Caracterización de los escelidoterios.
  - B) - Posición sistemática de este grupo.
  - C) - El grupo en la Colección "RODRIGO BOTET".
  - D) - Estado actual de los conocimientos sobre este grupo.
- 

### A) - CARACTERIZACIÓN DE LOS ESCELIDOTERIOS

Una caracterización estática, útil como presentación, tiene que ser completada con una visión dinámica del grupo: qué situación ocupan en las líneas evolutivas que se dan en los Gravígrados y en los Desdentados.

Ahora bien, si se pretende que esta "caracterización" sea completa, se llegaría a una descripción total de los escelidoterios, acompañada de una interpretación evolutiva de sus caracteres. Esto sería necesario para hacer una revisión del género *Scelidootherium*, pero no es ése el objetivo de este trabajo, sino sólo su estudio paleobiológico.

Para este fin, es suficiente hacer una breve descripción estática y dinámica de este grupo, que sirva de punto de partida para un estudio más completo de muchos de sus caracteres, que se realizará a lo largo de este trabajo. Para hacer esta descripción previa se utilizan los estudios básicos que nos han proporcionado el conocimiento paleontológico de este grupo; entre ellos, es excelente por su orden y por su encuadre en el conjunto de los Xenartros el estudio de Hoffstetter (1958).

En los escelidoterios son fácilmente reconocibles los caracteres típicos mammalianos y los propios de los Desdentados, de los Xenartros, de los Tardígrados y de los Gravígrados, todo ello con notable normalidad. Por lo tanto, su caracterización se hace por el grado de

caracteres comunes a varios grupos, más que por la presencia de rasgos singulares.

Ahora bien, los Desdentados son sumamente variados, seguramente más que cualquier otro grupo equivalente de Mamíferos; y al mismo tiempo son notablemente uniformes en sus caracteres diferenciales como Orden. Lo mismo ocurre con los Xenartros, Tardígrados y Gravígrados. Por lo tanto, en la descripción o en la simple caracterización de los escelidoterios, es obligada una referencia continua a los demás grupos, especialmente a los Gravígrados.

Para hacer esta caracterización se enumeran primero los principales rasgos de los escelidoterios de forma escueta, y se sitúan después en el conjunto de los Gravígrados, en varios apartados.

1.- Caracteres generales.- Mamíferos marchadores de talla grande o muy grande, masivos, de piel gruesa y peluda, de movimientos lentos, con manos y pies torcidos hacia adentro. Herbívoros, muy abundantes durante el Plio-Pleistoceno en la llanura chaco-pampeana. Porte de osos grandes, más bien de osos hormigueros.

Cabeza más bien pequeña, pero alargada y móvil. Lengua notable por su tamaño y movilidad. Dientes pequeños, sin esmalte, de fórmula  $M \ 5/4$ , en series paralelas de superficie oclusal estrecha y no continua, con morfología dentaria característica.

Cuello corto y poco móvil. Tronco masivo, robusto, relativamente alargado. Cola robusta, que permitía al animal apoyarse en ella cuando tomaba la postura erecta, en forma de trípode.

Extremidades posteriores grandes y fuertes, con articulaciones poco móviles, excepto la coxo-femoral, que permitía la postura erecta. Pelvis muy ancha y plana. Fémur muy ensanchado, de forma rectangular. Tibia y peroné cortos, no soldados; el peroné con un gran maléolo externo. Calcáneo grande, prolongado hacia atrás, con típica cresta diagonal en la cara inferior-externa. Astrágalo característico, muy excavado para articular con un cuboide de cara superior muy convexa. Pie torcido hacia adentro, con apoyo en un gran metatarsiano V, de forma triangular por prolongarse en una protuberancia postero-externa. Dedos cortos, atrofiados los internos; sólo el III provisto de uña.

Extremidades anteriores más cortas que las posteriores; el animal queda inclinado hacia tierra en estación cuadrúpeda. También torcidas hacia adentro, apoyaban en el borde ulnar, en semisupinación. Escápula grande, con foramen coraco-escapular y puente espinal. Clavícula no muy robusta. Húmero robusto, ensanchado en su parte distal. Cúbito y radio no soldados, con movimientos de prono-supinación; corto el radio, el cúbito se prolongaba en un fuerte olécranon. Mano muy ensanchada, pentadáctila, pero con el dedo I reducido. Dedos II y III provistos de enormes uñas. Dedos IV y V sin uñas, muy diferentes.

Ambas extremidades, sobre todo las anteriores, con marcadas crestas de inserciones musculares y accidentes llamativos.

La mayoría de estos caracteres son propios de los Gravígrados, y algunos son de los escelidoterios, como se indica en los siguientes apartados: porte y modo de vida; piel; cabeza; dentición; musculatura masticatoria; cuello; tronco; cola; extremidades anteriores y posteriores.

2.- Porte y modo de vida.- Todos los escelidoterios son grandes, y algunos muy grandes, pero no tanto como otros Gravígrados, en concreto algunas especies de *Glossotherium* y de *Megatherium*. En los escelidoterios, como en tantos otros grupos de Gravígrados y de Mamíferos, se da la tendencia al aumento de talla, más acusada en formas terminales.

Pesados, masivos, con pies y manos torcidos hacia adentro, con huesos de las extremidades ensanchados o provistos de largas apófisis, debían ser de movimientos lentos. La denominación de "tardígrados" o "gravígrados" resulta acertada desde una primera observación. No obstante, los escelidoterios resultan menos pesados que otros milodóntidos y megatéridos, por tener la cabeza más alargada y la cola no tan robusta.

Tenían el porte de grandes osos hormigueros, pero eran herbívoros, seguramente más o menos gregarios, como se puede deducir de su abundancia en la llanura chaco-pampeana y en sus yacimientos, pero no serían propiamente animales de manada, dada la cortedad de sus desplazamientos. En ese biotopo fueron dominantes, pero convivieron con otros gravígrados. Se les encuentra también en otros biotopos, en concreto en lugares de la cordillera andina, pero mucho menos abundantes. No han pasado a las Antillas y Norteamérica, como lo hicieron otros gravígrados, aparentemente tan poco aptos como ellos para las grandes emigraciones.

3.- Piel.- Parece que los Desdentados primitivos poseían una piel con osteodermos separados. A partir de esta condición primitiva, se detectan tres líneas evolutivas:

- tendencia a acrecentarse y soldarse los nódulos óseos, dando las típicas formas acorazadas de los *Cingulata*, y también, probablemente, de los Paragravígrados.

- tendencia a desaparecer los osteodermos, caso de los esclidoterios.

- tendencia a mantenerse, como ocurre en otros Milodóntidos.

Es admirable la potencialidad de la dermis de los Vertebrados para formar tejido óseo, importante capítulo de la Anatomía Comparada en el que ha sido definitiva la contribución de la Paleontología. Los Desdentados son buen ejemplo de ello. Dada esta potencialidad, que puede desarrollarse en cualquier estadio evolutivo, no es de extrañar que grupos muy afines presenten condiciones diversas. Así ocurre con los esclidoterios entre los Gravígrados.

Aunque careciese de osteodermos, la piel de los esclidoterios debía ser muy gruesa, de auténticos paquidermos. Pero probablemente era muy peluda, como se admite que lo era la de todos los Gravígrados, por los restos momificados de algunos ejemplares que se nos han conservado.

4.-Cabeza.- El esqueleto cefálico y el encéfalo de los esclidoterios muestra una serie de características propias de los Desdentados y de los Gravígrados, que constituyen un conjunto sorprendente, más que en cualquier otro grupo de Mamíferos, de caracteres muy arcaicos y muy evolucionados. Es decir, han evolucionado conservando caracteres primitivos, algunos únicos en los Mamíferos, y sólo presentes en los Marsupiales o en los Monotremas. Son caracteres muy importantes en la Anatomía Comparada, pero no es necesario analizarlos en este trabajo, ya que no se van a utilizar después en el estudio; basta citar los principales:

- son *Archæorhinata* y *Palæotherida* (sin mesetmoides), s. Broom.

- los centros de osificación en los Xenartros actuales demuestran aún el origen complejo del premaxilar mammaliano (= premaxilar s. s. + prevómer) y del pterigoides (= pterigoides reptiliano + ala lateral del parasfenoides).

- el conjunto de los Desdentados fósiles y actuales presenta un *stapes* con los mismos caracteres evolutivos que el conjunto de los Marsupiales.

- fosas olfativa, cerebral y cerebelosa separadas, en disposición seriada.
- telencéfalo muy primitivo, con rinencéfalo voluminoso y neopalio pequeño y poco plegado.
- orificios craneales anteriores en disposición similar a la de los Insectívoros mesozoicos, incluso en los Gravígrados terminales.
- región timpánica primitiva.
- pared de la bóveda craneal con fuerte tendencia a la pneumatización, muy notable en los grandes Gravígrados.

En los esclidoterios, la cabeza es típicamente alargada, mucho en la especie más característica, *Scelidotherium leptcephalum*, como señala su nombre. El paladar es estrecho y largo. La sínfisis mandibular se prolonga en un largo canal, que debía dar paso a una lengua protráctil muy larga y móvil, como lo indica el gran aparato hioideo de estos animales, que es carácter común con los demás Gravígrados.

La cabeza era bastante móvil, gracias a un atlas y un axis muy desarrollados.

Dentición.- La dentición es la típica de los Gravígrados en general: molariformes poco diferenciados, de fórmula M 5/4, en series paralelas que se consideran continuas, pero con poco o nulo contacto entre las piezas, estrechas y alargadas, que resultan pequeñas para el tamaño del animal. La superficie oclusal, en concreto, estrecha y disyunta, parece totalmente insuficiente.

La estructura de los dientes es la típica de los Desdentados y de los Gravígrados, sin esmalte, con núcleo de vasodentina rodeado de dentina compacta, y con cemento periférico, que nunca es grueso en los esclidoterios. No es necesario detallar la morfología dentaria, importante carácter diferencial de este grupo, pero que no se va a utilizar en este trabajo. Tampoco presentan los esclidoterios las soluciones de otros Gravígrados, de aumentar la superficie oclusal y disponer transversalmente las crestas de dentina, soluciones que, de todas formas, resultan insuficientes. En suma, siempre ha llamado la atención la poca eficacia atribuible a la dentición de los esclidoterios, en abierta contradicción con su éxito biológico. Este trabajo se propone encontrar una explicación razonable a esta contradicción.

La contradicción se extiende a todo el grupo de los "Desdentados": si se hubiesen encontrado primero las formas ancestrales,

de dentición tan pobre, seguramente ningún paleontólogo les habría pronosticado el éxito evolutivo posterior. Claro está que este éxito, en gran parte, permanece inexplicado.

Musculatura masticatoria.- En contraste con una dentición al parecer tan poco eficiente, la musculatura masticatoria de los esclidoterios era notable, como han puesto de relieve Urquiola de de Carli y Aramayo (1967, 1980).

Este carácter es interesante porque las formas ancestrales de los Desdentados poseían una musculatura débil, como corresponde a un régimen insectívoro en sentido amplio. A partir de esta condición se producen tres líneas evolutivas:

- a) tendencia a una mayor reducción de la musculatura y pérdida de la dentición, correlativas a un régimen insectívoro estricto (mirmecófago).
- b) una rara adaptación al régimen carnívoro, seguramente carroñero.
- c) adaptación al régimen herbívoro, con varias soluciones para aumentar la eficacia de los dientes, que se hacen más o menos molariformes, y con mayor desarrollo de la musculatura masticatoria, que va acompañada de un cambio en las inserciones. El rasgo más llamativo de este cambio es la aparición de unos característicos procesos yugales. Así ocurre en los esclidoterios y en los Gravígrados.

Cuello.- El atlas y el axis son muy grandes, y permitían los movimientos de la cabeza. En cambio, las primeras vértebras cervicales están reducidas y permitían poco movimiento relativo entre ellas.

Parece como si en los esclidoterios se estuviese produciendo el proceso de incorporación de las primeras vértebras cervicales al axis, que llevó a la formación del hueso mesocervical típico de los *Cingulata*. Desde luego, el proceso no se ha consumado en los esclidoterios, pero ha producido un cuello más bien corto y poco móvil.

Tronco.- El tronco de los esclidoterios es muy notable. Es un tronco masivo, aproximadamente cilíndrico. La caja torácica es grande, con costillas ampliamente abiertas en su parte posterior. La pelvis está muy extendida, como es típico de los Gravígrados. Entre tórax y pelvis queda un amplio espacio para recibir las vísceras abdominales. Este gran tronco óseo, con apófisis espinosas de las vértebras dorsales bastante elevadas, estaba recubierto por los tejidos blandos, en concreto por una gran masa muscular torácica, y por una piel muy gruesa. El resultado de todo ello tenía que ser un tronco enorme.

La estructura de la caja torácica en su parte anterior es muy característica, como en los demás Gravígrados. El esternón consta de una primera pieza bastante grande, equivalente a nuestro "mango", y una "hoja" compuesta de varias "esternebras" o vértebras esternales. La posición del esternón es más bien anterior que inferior. El primer par de costillas es muy fuerte, con costillas anchas y planas.

Se forma así un fuerte anillo 1ª vértebra dorsal-primer par de costillas-primer pieza esternal, con abertura más bien pequeña, aunque resulta suficiente para el paso del esófago, tráquea y vasos sanguíneos; y se forma también una especie de placa torácica esternón-costillas esternales, en posición anterior, y de menor extensión que el plano transversal del tronco. Esta placa esternal es muy poco móvil, y ello supone una modificación notable de los movimientos respiratorios. También supone una modificación en la musculatura de la extremidad, como se indicará en el estudio de los músculos.

Con esta disposición, aunque el tronco es aproximadamente cilíndrico, la parte anterior del tórax óseo viene a tener forma de un cono truncado.

Como los demás Gravígrados, los esclidoterios presentan la xenartria atenuada típica y las especiales articulaciones esterno-costales, quizás correlacionables con la xenartria. Igualmente presentan un sinsacro de diez vértebras, resultado de la incorporación al sacro típico de cinco vértebras, de otras vértebras anteriores (lumbares) y posteriores (caudales), con unión isquion-sinsacro y ventana sacro-isquiática.

Cola.- La cola de los esclidoterios es larga y robusta, aunque menos que en otros Milodóntidos y Megatéridos. No parece suficiente para que el animal adoptase habitualmente la postura estática de trípode, pero sí podía proporcionar un tercer punto de apoyo en la postura erecta, útil para mantener el equilibrio más que para repartir el peso del cuerpo.

Extremidades anteriores y posteriores.- En el próximo capítulo de esta Introducción, en el apartado "Características del aparato locomotor de los esclidoterios", se describen más detenidamente las extremidades.

Por el momento, es suficiente la caracterización general presentada anteriormente.

## B) - POSICIÓN SISTEMÁTICA DE ESTE GRUPO

El grupo de los esclidoterios no ha presentado dificultad para su interpretación taxonómica. Desde los primeros estudios fueron considerados como un grupo de los Gravígrados, afín a los milodontos. En consecuencia, se ha mantenido constante su clasificación en la línea *Scelidothorium s. l.* - Milodóntidos - Gravígrados - Xenartros.

Las diferencias que se recogen en las diversas clasificaciones son debidas más a los criterios empleados en los propios sistemas clasificatorios que a diferencias objetivas en la interpretación de las formas clasificadas. Así, en la clasificación de este y otros grupos, hay autores que valoran más o menos los mismos caracteres diferenciales, considerándolos suficientes para separar unas o otras categorías taxonómicas: géneros, subgéneros o sólo especies, en nuestro caso.

Como es habitual en el desarrollo de la investigación paleontológica de cualquier grupo, incluso después de haberse fijado su posición taxonómica, se han ido produciendo múltiples vacilaciones, debidas muchas veces a lo fragmentario de los restos estudiados. Limitándonos a los esclidoterios, se han descrito numerosas formas, dentro de una notable semejanza morfológica, que ha hecho estimar las diferencias señaladas en general como específicas, y las mayores como genéricas. No se ha hecho formalmente una revisión del género *Scelidothorium*.

Se expresan en tres apartados las ideas fundamentales sobre la posición sistemática de los esclidoterios:

- 1.- Formas del grupo de los esclidoterios.
- 2.- Clasificación.
- 3.- Evolución.

1.- Formas del grupo de los esclidoterios.- En este apartado se recoge escuetamente, en orden cronológico y según su primera atribución, la serie de formas que integran el grupo de los esclidoterios:



"Megalonyx" (=Platyonyx) <i>cuvieri</i>	LUND	1839
"Megalonyx" (=Platyonyx) <i>bucklandi</i>	LUND	1839
"Megalonyx" (=Platyonyx) <i>minutus</i>	LUND	1839
<i>Scelidothorium leptcephalum</i>	OWEN	1839
<i>Platyonyx blainvillei</i>	LUND	1840
<i>Platyonyx brogniarti</i>	LUND	1840
<i>Platyonyx oweni</i>	LUND	1840
<i>Platyonyx agassizi</i>	LUND	1842
<i>Scelidothorium ankilosopum</i>	BRAVARD	1857
<i>Scelidothorium magnum</i>	BRAVARD	1857
<i>Scelidothorium capellinii</i>	GERVAIS y AMEGHINO	1880
<i>Scelidothorium tarijense</i>	GERVAIS y AMEGHINO	1880
<i>Scelidodon copei</i>	AMEGHINO	1881
<i>Scelidothorium floweri</i>	AMEGHINO	1881
? <i>Scelidothorium bellulum</i>	AMEGHINO	1886
<i>Scelidothorium bravardi</i>	LYDEKKER	1886
<i>Scelidothorium chilense</i>	LYDEKKER	1886
<i>Scelidothorium australe</i>	MORENO	1888
<i>Scelidothorium elegans</i>	MORENO	1888
<i>Scelidothorium pozzii</i>	MORENO	1888
<i>Scelidothorium patrium</i>	AMEGHINO	1888
<i>Catonyx olivieri</i>	AMEGHINO	1889
? <i>Scelidothorium parvulum</i>	MORENO y MERCERAT	1891
<i>Scelidothorium laevidens</i>	MORENO y MERCERAT	1891
? <i>Scelidothorium bolivianum</i>	PHILIPPI	1893
? <i>Scelidothorium compressum</i>	PHILIPPI	1893
<i>Scelidothorium heterogenidens</i>	AMEGHINO	1898
<i>Scelidothoriops avunculus</i>	AMEGHINO	1904
<i>Scelidodon rothi</i>	AMEGHINO	1908
<i>Scelidothorium chapadmalense</i>	AMEGHINO	1908
<i>Scelidodon almagroi</i>	ROVERETO	1914
<i>Scelidodon gracillimus</i>	ROVERETO	1914
<i>Scelidodon pendolai</i>	ROVERETO	1914
<i>Scelidothorium carlesi</i>	BOSCA	1917
<i>Scelidodon wingei</i>	KRAGLIEVICH	1923
<i>Scelidothorium parodii</i>	KRAGLIEVICH	1923
<i>Scelidothoridium</i>	KRAGLIEVICH	1925
<i>Scelidodon corderoi</i>	KRAGLIEVICH	1931
<i>Elassotherium altirrostre</i>	CABRERA	1939
<i>Scelidothorium parodii puelchense</i>	RUSCONI	1948
<i>Scelidothorium</i> (? <i>Scelidodon</i> ) <i>reyesi</i>	HOFFSTETTER	1952

2.- Clasificación.- Para los fines de este trabajo, no es necesario presentar la historia interpretativa de los Gravígrados y Milodóntidos, interesante, a pesar de las escasas diferencias entre los autores al asignarles categoría taxonómica.

Respecto a los escelidoterios, la abundancia de formas estudiadas permitió a Ameghino (1904) agruparlos, dentro de los Milodóntidos, con categoría de subfamilia, *Scelidotheriinae*, criterio generalmente aceptado. Cabe citar, no obstante, como ejemplo demostrativo, que Kraglievich (1931) llegó a separarlos en dos familias distintas, *Myodontidae* y *Scelidotheridae*, integrantes, en consecuencia, de la superfamilia *Myodontoidea*.

La subfamilia *Myodontinae* es bastante heterogénea, como ya hizo constar Simpson (1945); esto podría justificar, según Scillato-Yané (1977), una ulterior subdivisión en tribus.

La subfamilia *Scelidotheriinae*, por el contrario, es notablemente uniforme. Se pueden aceptar los géneros *Scelidotherium*, tipo; *Scelidodon*, menos especializado, con la cabeza menos alargada y con uña en el dedo I de la mano; *Catonyx*, sin puente entepicondiliano; y *Elassotherium*, con el rostro más elevado. Otros autores, en cambio, consideran estas diferencias como específicas o, a lo sumo, subgenéricas.

Ya que este trabajo no pretende ocuparse de esta cuestión, se consideran en él todas estas formas como pertenecientes al género *Scelidotherium* s. l. y, para referirse a ellas, se utiliza la expresión "grupo de los escelidoterios" o, simplemente, "los escelidoterios". Estas expresiones resultan equivalentes, en categoría taxonómica, a "*Scelidotheriinae*".

---

Las ideas taxonómicas aceptadas por cada autor se resumen en las clasificaciones que propone. Así, la clasificación de los Edentata de Hoffstetter (1958, confirmada con ligeras modificaciones en 1969) refleja bien las opiniones más clásicas sobre los diversos taxones.

HOFFSTETTER (1958 y 1969)

Orden EDENTATA Cuvier 1798

Suborden † PALAEANODONTA Matthew 1918

Suborden XENARTHRA Cope 1889

Infraorden CINGULATA Illiger 1811

Superfamilia DASYPODOIDEA Cabrera 1929

Familia Dasypodidae (Armadillos)

Familia † Peltephilidae

Superfamilia † GLYPTODONTOIDEA Simpson 1931

Infraorden TARDIGRADA Latham & Davies, *in* Forster 1795

Superfamilia † OROPHODONTOIDEA (= Paragravígrados)

Superfamilia † MEGATHERIOIDEA Cabrera 1929

(= Gravígrados)

Familia Megalonychidae

Familia Megatheriidae

Familia Mylodontidae

Subfamilia Mylodontinae Gill 1872

Subfamilia Scelidotheriinae Ameghino 1904

(para muchos, son género *Scelidotherium* s. l.)

*Scelidotherium* Owen 1840 s. s.

*Scelidodon* Ameghino 1881

(incl. *Stenodontherium* Ameghino 1885 y

*Proscelidodon* Bordas 1935)

*Catonyx* Ameghino 1891

(incl. *Platyonyx* Lund 1840)

*Scelidotheridium* Kraglievich 1925

*Elassotherium* Cabrera 1939

Superfamilia BRADYPODOIDEA Cabrera 1929 (= Perezosos)

Familia Bradipodidae Bonaparte 1931

Familia Choloepodidae

Infraorden VERMILINGUA auct. (= VERMILINGUIA Illiger 1811)

Superfamilia MYRMECOPHAGOIDEA Simpson 1931

Familia Myrmecophagidae (Osos hormigueros)

En la misma línea se encuentra también la clasificación que propuso en 1977 Scillato-Yané, algo distinta y más completa en lo que se refiere a la superfamilia *Mylodontoidea*; ahora bien, su posterior clasificación, con R. Pascual (1985), introduce cambios importantes en la concepción de los Desdentados.

SCILLATO-YANÉ (1977)

Orden EDENTATA Cuvier 1798

Suborden TARDIGRADA Latham & Davies 1795

Superfamilia MYLODONTOIDEA Kraglievich 1931

Familia Orophodontidae Ameghino 1895

Familia Mylodontidae Ameghino 1889

Subfamilia Nematheriinae nov.

Subfamilia Octomyodontinae nov.

Subfamilia Mylodontinae Gill 1872

Subfamilia Scelidotheriinae Ameghino 1904

Si la interpretación sistemática de los Gravígrados no ha experimentado variaciones notables, no ha ocurrido lo mismo con los *Edentata*: el propio concepto del Orden, las relaciones de sus grupos, y las relaciones del Orden con los demás Órdenes y categorías superiores de los Mamíferos, han sufrido grandes variaciones, quizás las máximas para un Orden de Mamíferos. En los últimos años se han producido importantes hallazgos atribuibles a Desdentados o formas afines, que han ampliado notablemente la extensión temporal y geográfica del Orden, y han esclarecido algunas de las relaciones filogenéticas, a la vez que hacían replantearse antiguas concepciones taxonómicas.

Este trabajo no pretende estudiar estas cuestiones. No obstante, es conveniente recoger una clasificación reciente, la de Scillato-Yané y Pascual (1985), que es un buen reflejo de las ideas actuales sobre las relaciones filogenéticas de los Desdentados.

Al transcribir esta clasificación, se reproduce exactamente la denominación dada a las nuevas formas como "Magnorden incertae", al margen de que sea correcta gramaticalmente.

5305324611

SCILLATO-YANÉ y PASCUAL (1985)

Supercohorte EUTHERIA Gill, 1872

Cohorte PARATHERIA Thomas, 1887

Magnorden PHOLIDOTA Weber, 1904

Magnorden EDENTATA Vicq D'Azyr, 1792

Superorden PALAEANODONTA Matthew, 1918

Superorden XENARTHRA Cope, 1889

Grandorden EFFODENTIA Gray, 1869

Orden CINGULATA Illiger, 1811

Orden VERMILINGUA Illiger, 1811

Grandorden PHYTOPHAGA Huxley, 1871

Orden PLEIDONTA Ameghino, 1889

Orden TARDIGRADA Latham y Davies, 1795

Orden incertae

Familia SUDAMERICIDAE Scillato-Yané

y Pascual, 1984

Magnorden incertae

*Ernanodon* Ding Su-Yin

*Chungchienia* Chow Min-Chen

*Eurotamandua* Storch

3.- Evolución de los esclidoterios.- En esta Introducción de la Tesis, el apartado sobre la Evolución está situado después del de la Clasificación. La vinculación existente entre Evolución y Taxonomía exigiría, en un trabajo de investigación o de revisión del grupo, considerar primero su evolución, para establecer su taxonomía, que sería recogida en una clasificación. No es ésta la finalidad de este trabajo, y por ello no hay inconveniente en cambiar el orden de esta presentación, empezando por lo más conocido.

La gran mayoría del registro fósil de los esclidoterios corresponde a los últimos 5 millones de años, sobre todo a los dos últimos millones (Ensenadense-Lujanense); se concentra en la región bonaerense; y se refiere a formas muy semejantes. La extensión del área geográfica de los hallazgos hasta la región ecuatorial andina y su costa pacífica no ha ampliado la escala temporal ni ha aportado nuevos caracteres morfológicos. Por lo tanto, en lo que conocemos con certeza, los esclidoterios se nos presentan como un grupo sumamente homogéneo y

de corta historia evolutiva; fruto, por consiguiente, de una evolución rápida.

Esta visión actual del grupo es debida seguramente a una falta de mayor información sobre ellos. La posible confirmación de algunos restos como pertenecientes a escelidoterios ampliaría el registro temporal hasta unos 25 millones de años (un astrágalo del Friasense). No obstante, hay que tener presente que una situación semejante de homogeneidad de formas abundantes en un período corto se da en los Milodontinos, especialmente en el género *Myodon* s. l., y en otros Gravígrados, aunque su presencia temporal es más extensa.

Con tal homogeneidad, no se puede elaborar un árbol filogenético del grupo, a pesar de los numerosos caracteres evolutivos que presentan, de los cuales se han señalado los principales en su caracterización. Como ejemplo demostrativo, se cita seguidamente la diferencia en la interpretación de *Scelidothorium* y *Scelidodon*, formas muy bien representadas en la Colección "Rodrigo Botet".

Ameghino, que había descrito, con P. Gervais, las especies *Scelidothorium tarijense* y *Sc. capellinii* en 1880, interpretaba en 1889 como genéricas las diferencias señaladas, y establecía el nuevo género *Scelidodon*, lo cual fue generalmente aceptado. En 1917 describía Boscá el excelente ejemplar del Museo Paleontológico Municipal de Valencia, para el que creaba la especie *Scelidothorium carlesi*, la cual consideraba en 1921 como *Scelidodon carlesi*. Aunque este trabajo no pretende hacer una revisión del grupo, se pueden hacer algunas consideraciones sobre este caso.

Hay que tener presente que Boscá, que no era partidario de la excesiva división del grupo, disponía en Valencia de un esqueleto montado de *Scelidodon capellinii*, y de importantes piezas de *Scelidodon tarijensis*, además de un esqueleto montado de *Scelidothorium bravardi* y de buenas piezas de *Scelidothorium leptcephalum* y *Scelidothorium floweri*; por otra parte, había realizado algunos años antes un viaje de estudio por los principales museos de Europa, y luego por los de Buenos Aires y La Plata. Con toda esta información, en el trabajo de 1917 considera todas las especies como pertenecientes a un único género, *Scelidothorium*. Este criterio lo cambia en 1921.

Parece forzoso admitir que la vacilación de Boscá sea debida a que no existe una separación bien definida entre los géneros *Scelidothorium* y *Scelidodon*, comprobado esto, quizás, por el estudio de

la especie *carlesi*, que presenta caracteres intermedios entre los considerados típicos de cada uno de los dos géneros. En cualquier caso, resulta una confirmación de la dificultad en definir las formas dentro del grupo.

Así, se admite generalmente que *Scelidodon* es menos evolucionado que *Scelidootherium*. Ahora bien, si atendemos a los principales caracteres diferenciales de ambas formas, aparecen varias contradicciones y dudas:

a) *Scelidodon* tiene mayor talla que *Scelidootherium*. El aumento de talla suele ser un carácter evolutivo, a veces previo a la extinción en los casos de gigantismo, pero no todas las especies tienen que evolucionar hacia un aumento de talla.

El ejemplar de *Sc. carlesi* tiene talla intermedia entre los típicos *Scelidootherium* y *Scelidodon*.

b) La reducción del dedo I de la mano y de las falanges de los dedos IV y V es un carácter evolutivo más acusado en *Scelidootherium* que en *Scelidodon*. *Sc. carlesi* presenta el nivel de reducción propio de *Scelidootherium*.

c) La cabeza es más alargada en *Scelidootherium* que en *Scelidodon*, pero no sabemos cuál era la condición originaria. Los Desdentados primitivos eran de cabeza alargada, carácter que se acentúa en algunas líneas evolutivas (osos hormigueros), pero que se invierte en otras, hasta llegar a cabezas cortas (perezosos y megaterios).

Parece probable que los primitivos esclidoterios tuviesen una cabeza no tan alargada como *Sc. leptcephalum*, ni tan corta como *Scelidodon*. Ahora bien, Boscá señala que *Sc. carlesi* tiene la cabeza aún más alargada que *Sc. leptcephalum*.

d) Los Milodontinos y otros Gravígrados presentan una marcada cresta delto-pectoral continua desde la tuberosidad mayor del húmero, mientras apenas es reconocible en *Scelidootherium* ni en *Scelidodon*.

En *Sc. carlesi*, la cresta viene a resultar intermedia entre la de Milodontinos y esclidoterios típicos: es continua, pero no está muy marcada.

---

Si la evolución de los esclidoterios fue rápida, más rápida aún fue su extinción, producida ya en la época actual. Con ello queda el interrogante de saber hasta qué grado se habrían podido desarrollar las tendencias iniciadas.

### C) - EL GRUPO EN LA COLECCIÓN "RODRIGO BOTET"

Este grupo está muy bien representado en la Colección, en cantidad y en calidad, como se recoge en "CATÁLOGO-INVENTARIO DE LA COLECCIÓN RODRIGO BOTET DE MAMÍFEROS FÓSILES SURAMERICANOS DEL MUSEO PALEONTOLÓGICO MUNICIPAL DE VALENCIA", publicado en 1964. En las págs. 42-52 se reseñan las piezas de los esclidoterios, relación que va acompañada de abundantes fotografías. En la parte 1ª de esta Tesis, al hacer la descripción de cada hueso, se reseña previamente todo el material que se ha utilizado.

Los esclidoterios están representados en la Colección por tres individuos casi completos, montados; varios restos montados; varios cráneos, mandíbulas, pies y manos más o menos completas; varios centenares de piezas más, muchas en muy buen estado de conservación; y más de un centenar de piezas de individuos jóvenes.

Ésta es la relación de los restos más importantes:

*Scelidothorium carlesi*, casi completo, montado. Especie tipo (Boscá, 1917)

Mandíbula inferior casi completa (paratipo).

*Scelidothorium bravardi*, casi completo, montado.

Hemimandíbula derecha.

*Scelidodon capellinii*, casi completo, montado.

*Scelidodon tarijensis*, miembro anterior izquierdo casi completo, montado.

Mano derecha montada, incompleta.

Maxilares superiores con dentición, casi completos. Es uno de los raros ejemplares de *Scelidothoriinae* que conserva los premaxilares.

Mandíbula inferior con dentición completa.

Clavícula, axis, vértebras, piezas esternales, etc.

*Scelidothorium leptcephalum*, cráneo completo.

*Scelidothorium floweri*, dos fragmentos craneales, cinco mandíbula o hemimandíbulas con dentición completa, otros fragmentos mandibulares y dientes.



Además, sin atribución específica dentro de los *Scelidotheriinae*:

Cráneos: 4 más o menos completos, y 13 fragmentos.  
 Mandíbulas: 13 hemimandíbulas más o menos completas, y 8 fragmentos.  
 Dientes: 68.  
 Huesos hioideos: varios completos, y fragmentos.  
 Vérttebras: 4 atlas, 2 axis y 35 vértebras.  
 Esternón: 18 piezas esternales.  
 Costillas: unas 130, más o menos completas.  
 Pelvis: 2 montadas y dos fragmentos.  
 Fémures: 4 y un fragmento.  
 Rótulas centrales: 19, y otras rótulas.  
 Tibias: 9 y dos fragmentos.  
 Peronés: 3 y un fragmento.  
 Pies: 1 y partes de otros.  
 Calcáneos: 5.  
 Astrágalos: 17.  
 Huesos del pie: 35.

En la Parte 1ª, en el apartado MATERIAL, previo a la descripción de cada hueso de la extremidad anterior, se reseñan, incluidos los ejemplares montados, un total de:

Escápulas: 8 más o menos completas.  
 Clavículas: 8 más o menos completas y 7 fragmentos, más 2 jóvenes.  
 Húmeros: 8 completos o casi completos, 15 fragmentos, y 8 jóvenes.  
 Cúbitos: 9 completos o casi completos, 9 fragmentos, y 5 jóvenes.  
 Radios: 7 completos, dos casi completos, y 1 fragmento.  
 Manos: 10 montadas, más o menos completas.  
 Huesos del carpo: 46.  
 Metacarpianos: 44.  
 Falanges: 60.

En la misma parte de la Tesis se encuentran fotografiadas 30 piezas, y se recogen medidas de muchas más.

Finalmente, hay que hacer constar la gran unidad geográfica de la Colección. En lo que respecta a los scelidoteros, parece que la totalidad de los restos procede de la región cercana a Buenos Aires y La Plata.

---

#### D) - ESTADO ACTUAL DE LOS CONOCIMIENTOS SOBRE ESTE GRUPO

En los apartados que anteceden se han recogido las principales ideas científicas aceptadas sobre los escelidoterios. El grupo, en conjunto, es bien conocido. Pero, como se ha advertido anteriormente, este conocimiento se enmarca dentro del conocimiento de los Gravígrados en general, ya que apenas existen estudios específicos sobre los escelidoterios, y ninguna monografía importante sobre ellos. No obstante, la uniformidad del grupo, y su conocida situación en el conjunto de los Gravígrados, hacen que sean aplicables a ellos muchos de los avances que se producen en el conocimiento de éstos.

En los últimos lustros ha avanzado notablemente la investigación paleontológica mammaliana de Suramérica, por la incorporación de nuevos datos y por la aplicación de nuevos métodos. Basta citar que la cronología estratigráfica se ha precisado con algunas dataciones radiométricas, y se conocen mejor los fenómenos de diastrofismo y su influencia en la paleoclimatología, así como las variaciones en el nivel y en la temperatura del mar. Se han estudiado bastante los intercambios con Norteamérica, con las nuevas técnicas de análisis faunístico. Son especialmente notables los avances en el conocimiento del Cuaternario. Con todo ello, se ha adelantado en la interpretación integral de la evolución geológica, geográfica, paleontológica y mammaliana de Suramérica, aunque no se ha llegado a un modelo completo que incluya la correlación de todos esos aspectos.

De modo especial, el establecimiento para la Argentina de las Edades-Mamífero por Rosendo Pascual y otros (1965) ha proporcionado un útil armazón para el ordenamiento de las investigaciones y de los conocimientos paleontológicos. En efecto, 15 Edades-Mamífero sucesivas bien caracterizadas, especialmente para el territorio bonaerense, son útiles hitos de referencia, incluso cuando aún no se ha establecido su posición exacta en la serie estratigráfica.

Todo ello ha supuesto un notable avance en el conocimiento paleontológico de Suramérica, y una mayor estima del papel de este subcontinente en la evolución de los Mamíferos, junto con el abandono de antiguas ideas. En concreto, queda completamente superado el viejo concepto de considerar a los extremos de los continentes como lugar de extinción de las especies, sin proyección evolutiva.

Ahora bien, esta actualización científica no se ha extendido a todos los aspectos de la paleomastozoología. Además, en contraste con esta actualización, subsisten importantes lagunas en los conocimientos más clásicos. Por lo que respecta a los esclidoterios, no se ha hecho ningún estudio específico sobre ellos; y sigue sin hacerse una descripción completa de sus restos, un estudio de su musculatura, y una interpretación funcional de sus caracteres. En suma, conserva su actualidad la frase del Catálogo de la Colección "Rodrigo Botet": "Es patente que todo este grupo necesita una profunda revisión para la cual el material de este Museo puede proporcionar una ayuda considerable".

## PLANTEAMIENTO DE LA TESIS

En este segundo capítulo de la Introducción se pretende explicar y justificar la idea básica de esta Tesis, los métodos que se van a emplear, y el modo de aplicarlos. Es decir, cuál es la finalidad de esta Tesis y qué medios se emplean para conseguirla.

Constará este capítulo de tres apartados:

A) Objetivo de esta Tesis: se explica la finalidad que se propone este trabajo, y dentro de qué límites se va a desarrollar.

B) Características del aparato locomotor de los escelidoterios: se hace una consideración previa de sus rasgos, como punto de partida para el estudio.

C) Estructura de la Tesis: se explica cuáles serán las etapas del trabajo, cuál será su orden y cómo se desarrollarán.

### A) - OBJETIVO DE ESTA TESIS

La idea primera de este trabajo fue estudiar la Paleobiología de los escelidoterios. Al revisar los conocimientos sobre ellos, pronto se comprobó que no existía un estudio morfofuncional suficiente sobre el que poder asentar una aceptable interpretación paleobiológica. Ante esta situación, era necesario realizar primero ese estudio.

Ahora bien, un estudio morfofuncional completo de los escelidoterios desbordaría los límites de una tesis doctoral, por una parte; por otra, parecía suficiente estudiar sólo el aparato locomotor, en orden al ulterior estudio paleobiológico. Es decir, el estudio morfofuncional del aparato locomotor tenía que proporcionar unos importantes datos y una orientación segura para deducir la Paleobiología de los escelidoterios. Este estudio previo, por lo tanto, se dirigiría a la Anatomía Funcional del aparato locomotor de los escelidoterios: qué movimientos realizaban con las extremidades, y con qué características.

Para plantear un estudio de la Anatomía Funcional de las extremidades es necesario conocer suficientemente su Anatomía básica, es decir, sus huesos y sus músculos. Sin estudios monográficos sobre la Osteología y la Miología de los escelidoterios, el conocimiento de la Osteología es muy incompleto, apto para formarse una idea básica, pero completamente insuficiente para fundamentar un trabajo de investigación. Respecto a la Miología de las extremidades, baste decir que

no ha sido estudiada. Por lo tanto, había que aceptar que no se podría hacer el estudio de la Anatomía Funcional sin describir previamente los huesos y músculos de las extremidades con la extensión necesaria.

Con esto quedaba esbozado cuáles serían las partes de esta Tesis y en qué orden deberían desarrollarse:

- descripción de los huesos
- características de los músculos
- Anatomía Funcional de las extremidades
- Paleobiología de los escelidoterios.

Este planteamiento es el que se recoge en el título de la Tesis: "El aparato locomotor de los escelidoterios (*Edentata, Mammalia*) y su Paleobiología".

Límites en este estudio.- Una vez emprendido este estudio, con la profundidad requerida para una tesis doctoral, pronto se vió que tendría que alcanzar una extensión muy grande, si abarcaba todos los aspectos de la Anatomía de ambas extremidades y si mantenía la misma profundidad en todos ellos.

En efecto, la descripción del esqueleto tenía que ser muy completa, e ir acompañada de una figuración suficiente y de las principales medidas, para justificar una deducción fiable de las características de los músculos y las articulaciones.

Se consideró la posibilidad de limitar la Tesis al estudio anatómico de las extremidades, trabajo fundamental para cualquier investigación ulterior, digno de una Tesis. Incluso limitarla al estudio anatómico completo de la extremidad anterior: Osteología, Miología, Artrología, Angiología, Neurología y Anatomía Funcional.

Ante esta situación, la decisión fue realizar el estudio de la Anatomía Funcional limitándolo a la extremidad anterior, juzgándolo suficiente para fundamentar la interpretación paleobiológica, junto con la consideración de los caracteres de la extremidad posterior y demás rasgos de los escelidoterios. El estudio de la Anatomía básica podía limitarse a la Osteología y Miología, y el de la Anatomía Funcional podía abarcar las articulaciones y movimientos.

Con estas limitaciones, se ha mantenido el esquema inicial de la Tesis. A posteriori, se puede comprobar que el estudio anatómico básico ha ocupado más de 300 páginas; si se hubiera desarrollado completo el

primer esquema, la extensión de este trabajo hubiese resultado demasiado grande.

---

## B) - CARACTERÍSTICAS DEL APARATO LOCOMOTOR DE LOS

### ESCELIDOTERIOS

El aparato locomotor, en los tetrápodos terrestres del tipo de los escelidoterios, está compuesto básicamente por las extremidades, es decir, por los huesos y músculos propios de las extremidades. Además, otros órganos pueden participar en diverso grado.

La función primaria del aparato locomotor es el desplazamiento del animal; en este caso, la marcha. Para esta función la contribución de otros órganos no suele ser muy importante.

El aparato locomotor tiene, además, otras funciones: en relación con la adquisición directa del alimento, y en relación con la protección activa del individuo, principalmente. En estas funciones concomitantes del aparato locomotor puede ser mayor la contribución de otros órganos.

La función de desplazamiento suele ser realizada principalmente por el tren posterior en los mamíferos marchadores, y las demás funciones por el tren anterior, principalmente.

Al hablar de "desplazamiento" hay que entender, principalmente, el traslado del animal de un lugar a otro, pero son desplazamiento otros movimientos, como el cambio de postura.

En este apartado se examinan las características de las extremidades; las características de la extremidad anterior y de cada uno de sus segmentos; y las características de otros órganos de los escelidoterios en relación con la locomoción.

EXTREMIDADES.- Los escelidoterios presentan dos trenes locomotores muy distintos, bastante móvil el anterior y poco móvil el posterior.

El miembro posterior, muy robusto, es poco móvil. La articulación de la rodilla estaba limitada por rótulas tibial y peroneal, con corto ángulo de flexión entre estilopodio y zeugopodio. La articulación coxo-femoral sí era amplia, permitiendo un levantamiento del cuerpo sobre el tren posterior, reforzado el equilibrio en esta posición por el apoyo suplementario de la cola. El pie presenta una marcada torsión,

realizando el apoyo al suelo sobre el quinto metacarpiano, muy desarrollado. La propia articulación tibia-astrágalo tenía un juego poco amplio.

El miembro anterior es también robusto, pero más corto que el posterior; mantenía al animal inclinado hacia tierra en estación cuadrúpeda. En contraste con el posterior, el miembro anterior se caracteriza por su movilidad, con articulaciones para giros más o menos amplios en la cintura, estilopodio y zeugopodio, como cabía esperar de la presencia de una clavícula normal y de cúbito y radio independientes. El autopodio se aparta más de esta normalidad mammaliana; no obstante, presenta una buena articulación zeugopodio-basipodio, y muy amplias articulaciones en las falanges ungueales presentes.

Ambos trenes presentan huesos aplanados, notoriamente en el caso del fémur, rectangular, y de la paleta humeral distal; y con apófisis muy salientes. Esto produce un alargamiento de las palancas óseas, con reducción de la velocidad de los movimientos y con aumento de la potencia de los mismos. Resulta muy acertada la denominación de "gravígrados" para estos animales.

El ensanchamiento llamativo de los coxales y del fémur indica una frecuente postura erguida, en relación seguramente con la alimentación, como ha sido opinión común, y que ha llevado a representarlos habitualmente apoyados en árboles, en los cuales aprehendían con la boca y lengua los órganos comestibles. Ya Abel advirtió que las reconstrucciones de los Gravígrados serían aún más espectaculares si se les representase sin el apoyo de los árboles, en pura postura bípeda que, según él, era la normal para *Myiodon*; a los escelidoterios los considera cuadrúpedos, aunque podrían tomar ocasionalmente la estación bípeda. Hay que tener presente que muchos gravígrados poseen una potente cola, que utilizarían frecuentemente como tercer punto de apoyo en la estación bípeda. Así sería en *Myiodon* y *Megatherium*; en los escelidoterios la cola no es tan robusta, y no permitiría sostener el cuerpo en postura de trípede, pero sí proporcionaría un tercer punto de apoyo en la postura erecta, para ayudar a mantener la estabilidad y corregir desequilibrios.

**EXTREMIDAD ANTERIOR.**— La extremidad anterior de los escelidoterios es típicamente mammaliana, aunque muy singular. Es un quiridio con casi todos sus elementos bien desarrollados, en concreto con clavícula; con cúbito y radio independientes; y con cinco

dedos, por citar las piezas óseas que suelen modificarse o faltar con mayor frecuencia. En cada uno de los elementos del quiridio son fácilmente reconocibles las estructuras características de los Mamíferos.

Pero es una extremidad singular, dentro de esta normalidad en su constitución: una cintura con una escápula notable se completa con un miembro robusto, grueso y corto, más corto que el miembro posterior; con llamativos accidentes óseos; y con huesos, en general, con poco tejido compacto y mucho tejido esponjoso: tosco, en suma, propio de "tardígrados" o "gravígrados". En el miembro, la mano es el segmento más singular.

La extremidad anterior muestra unos claros rasgos de la adaptación cavadora; y también de la adaptación trepadora. De hecho, sus más próximos parientes vivos, los unaus y bradipos (perezosos), con los que los escelidoterios presentan notables semejanzas, son casi exclusivamente arborícolas. Ahora bien, la talla de los escelidoterios descarta su vida en madrigueras o sobre los árboles, y hay que buscar otra interpretación a esos caracteres adaptativos.

En el caso de la adaptación cavadora, parece natural pensar que les podía proporcionar una parte de su alimento, más o menos importante según las circunstancias. También hay que pensar en la función defensiva de esas grandes uñas.

En el caso de la adaptación arborícola, es normal en los mamíferos que las adaptaciones cavadora y trepadora presenten semejanzas importantes, que pueden ser debidas, en el caso de los Gravígrados y según una hipótesis en general aceptada, a que una adaptación ha precedido a la otra; es decir, a que los Gravígrados proceden de formas originariamente arborícolas.

Se señalan con brevedad las principales características de cada segmento de la extremidad anterior.

Cintura.- En los Terios, con la adquisición del miembro parasagital, la cintura torácica ha sufrido profundos cambios funcionales. La cintura sigue cumpliendo su función primitiva, razón primordial de su existencia, que es prestar soporte al miembro. Pero a esta función locomotora pasiva se ha añadido la de contribuir activamente a la misma función.

En efecto, las torsiones inversas de los miembros anterior y posterior para adquirir la configuración parasagital, han desplazado el



codo en sentido caudal, y la rodilla en sentido cefálico, con una oposición entre flexión y extensión en los segmentos homólogos de ambos miembros en relación con su contribución a la función locomotora. Ahora bien, una adaptación complementaria de la cintura torácica ha restablecido la homotipia entre ambos miembros, al conferir movilidad a la cintura, en concreto a la escápula, que asume la función locomotora de un segmento del miembro. Con esto, la homotipia para el quiridio anterior y posterior se establece, respectivamente, entre cintura y estilopodio; estilopodio y zeugopodio; y zeugopodio-autopodio y autopodio. En el caso de animales plantígrados, como son los esclidoterios, el autopodio forma ángulo débil con el zeugopodio en el miembro anterior, y más agudo en el miembro posterior. Hay que tener presente que esta homotipia se da en la postura de pronación del zeugopodio torácico.

El pleno desarrollo del miembro parasagital se da en los mamíferos corredores, con la pérdida de la clavícula y el alargamiento de la escápula, que adquiere amplios movimientos en relación al tórax, por lo que respecta a la cintura torácica.

Este trabajo no pretende entrar en el campo de la homotipia de los miembros, con varias teorías cuyo principal interés, en el estado actual de la ciencia, es su valor histórico. Partiendo de la existencia de un miembro parasagital típico en los esclidoterios, se pueden señalar algunas de las peculiaridades de su cintura.

Ante todo, existe un llamativo contraste entre las cinturas torácica y pelviana. Esta última presenta el gran desarrollo típico de los Gravígrados, con anchos huesos que forman una pelvis poco profunda, pero de gran amplitud. Es patente que la función principal de la cintura pelviana de los terios, de ofrecer un sólido apoyo a un miembro posterior sobre el que recae la mayor parte de la función locomotora del animal, se ha ampliado con la de sostener las vísceras abdominales durante la postura erecta, y con la de mantener, en general, la configuración del tronco.

La cintura torácica en los esclidoterios es también notable, pero no presenta una configuración tan espectacular como la de la cintura pelviana, ni siquiera tanto como en otros Gravígrados, *Megatherium* en concreto.

Los esclidoterios presentan una clavícula que podemos considerar normal, y una escápula notablemente ancha. Como primera

observación, se puede decir que la presencia de una clavícula normal hace que las adaptaciones de la cintura no sean extremas.

Escápula.- La escápula es ancha y su lámina es más bien delgada, más de lo que cabría esperar en un esqueleto bastante masivo en general. Presenta notables accidentes: crestas, espina secundaria, foramen córaco-escapular y, sobre todo, una elevada espina que se prolonga en arco hasta la región coracoidea, formando un amplio puente espinal.

Esta configuración responde a una característica que se va a repetir en los demás huesos de la extremidad: al destacarse del hueso las estructuras que prestan inserción a importantes músculos, hacen que éstos actúen con un mayor brazo de palanca, lo que se traduce en una mayor fuerza y una menor velocidad en los movimientos.

Clavícula.- La clavícula no es masiva, como en *Megatherium*; es bastante normal, fuerte, suficiente para proporcionar una segura unión con el esternón, al tiempo que impide unos movimientos amplios de la escápula respecto al tórax, especialmente de su ángulo glenoideo. Hay que considerar que el anclaje esternal es muy sólido, prestado por una primera pieza esternal grande, y por un primer par de costillas anchas y planas, que forman con la primera vértebra dorsal un sólido aro óseo, con una abertura más bien pequeña.

Articulaciones de la clavícula.- La cabeza esternal de la clavícula es ancha y aplastada. Se aloja en una cavidad bien delimitada en la zona proximal-interna de la primera pieza esternal. Una articulación de este tipo es muy eficaz para asegurar la unión. En cuanto al juego de la articulación, se estudiarán sus características en la Anatomía Funcional, pero se puede decir ahora que permitía un cierto desplazamiento de la escápula en el tórax.

La cabeza acromial de la clavícula presenta una neta faceta convexa alargada, que articula en la correspondiente faceta cóncava del acromion, con cierta amplitud de movimientos relativos.

En resumen, de las articulaciones de la clavícula se puede deducir:

a) La clavícula cumple perfectamente su función de unión del miembro al tronco.

b) La escápula tiene movilidad relativamente importante, aunque queda descartada la función locomotora principal como segmento homótipo del miembro.

c) La unión del miembro al tronco es realizada por la clavícula de un modo normal mammaliano, sin especial adaptación en este sentido. Esto supone que la unión queda encomendada principalmente a los músculos, como es normal en los Mamíferos.

Posición de la cintura.- Podemos considerar brevemente la posición que debía ocupar la cintura en los escelidoterios.

La posición de la clavícula respecto al esternón y a la caja torácica en general, no presenta dificultad de interpretación, dadas las características de la articulación esterno-costoclavicular. La V claviclar resulta muy abierta.

Mayor dificultad presenta la posición de la escápula: su forma ancha y su articulación claviclar, que es móvil, no ofrecen la facilidad de interpretación de una escápula alargada, más sujeta en su extremo raquídeo y más móvil en su extremo glenoideo. Prueba de ello es que algunos montajes clásicos sitúan la escápula en una posición tal que la espina viene a quedar paralela a la columna vertebral, mientras que otros le dan la inclinación más frecuente en los Mamíferos, de unos 45°, supuesta en ambos casos la posición estática cuadrúpeda.

Después de realizado el estudio de los músculos y articulaciones, parece más probable que la posición normal debía ser intermedia entre ambas, y que los valores extremos de rotación del muñón situaban la espina paralela al raquis o inclinada unos 45° respecto a él.

Estilopodio.- El húmero de los escelidoterios es muy llamativo por sus accidentes, pero son fácilmente identificables en él las estructuras típicas mammalianas: cabeza articular, tuberosidades mayor y menor, canal bicipital, tuberosidad deltoidea, cresta delto-pectoral, tuberosidad redonda, canal de torsión, canal y puente entepicondilianos, fosas olecraneana y coronoidea, cóndilo y tróclea, por citar los principales. Ahora bien, todo ello con unas características que lo hacen uno de los húmeros más notables en los mamíferos.

En la extremidad proximal se destacan ampliamente los dos salientes, interno y externo, alargando, por consiguiente, el brazo de palanca con que actúan los músculos que se insertan en sus extremos.

La diáfisis es corta y, como la extremidad distal, aplastada en sentido antero-posterior. Presenta un señalado tubérculo deltoideo.

La extremidad distal se ensancha en una característica paleta humeral. En este caso, el aumento del brazo de palanca conlleva el aumento de la función pronadora o supinadora de varios de los músculos del antebrazo, al ampliarse el ángulo con que actúan.

Zeugopodio.- El zeugopodio y el autopodio son los segmentos más variables del quiridio. Son los que primero responden a las necesidades adaptativas, con modificaciones funcionales que consisten en el mayor desarrollo de una función ya existente o incluso en la aparición de una nueva, unido a la disminución o desaparición de otras. Anatómicamente, un diverso desarrollo de los órganos, fusión, reducción, desaparición o aparición de otros, según los casos, son correlativos al grado de adaptación. En lo que respecta al quiridio, los Mamíferos dentro de los Tetrápodos, y los diversos Órdenes dentro de los Mamíferos, son ejemplos de esta evolución, que se ha realizado hasta formas finales muy distintas, conservando al mismo tiempo una asombrosa estructura común.

Las adaptaciones del zeugopodio suelen girar en torno a la función pronación-supinación, que está en el propio concepto del miembro parasagital. Considerando postura normal del miembro parasagital la de pronación, la pérdida de los movimientos de supinación va acompañada, frecuentemente, de la fusión del cúbito y radio en mayor o menor grado.

El zeugopodio de los escelidoterios nos ofrece un caso interesante de reducción del movimiento, pero menor disminución correlativa de la función principal. En efecto, el cúbito y radio son independientes, pero el giro del radio sobre el cúbito no es muy amplio; ahora bien, esta limitación en el giro no impide la supinación, ya que la posición normal del miembro es la de semipronación.

El zeugopodio de los escelidoterios es fuerte y corto, aunque el cúbito se prolonga en una notable apófisis olecraneana. Ambos huesos resultan desproporcionados: el cúbito, con una amplia región sigmoidea y gran olécranon, presenta una brusca reducción distal, mientras que el radio, con una cabeza normal, se ensancha notablemente en su extremidad distal. El radio se excava en su extremo para recibir al escafoides y semilunar en una típica y extensa articulación zeugopodio-carpal, mientras que la articulación cúbito-piramidal, con facetas pequeñas y planas, queda algo distanciada.

Con esta disposición, la estructura de estos huesos viene a resultar intermedia entre las de los mamíferos con zeugopodio soldado y los de zeugopodio muy móvil.

Autopodio.- La mano de los escelidoterios es muy notable. Muestra la habitual combinación de caracteres primitivos y evolucionados propia de este grupo, con una mayoría de rasgos normales del autopodio; en concreto, es pentadáctila y mesaxónica, y casi completa, ya que sólo falta el trapecio de manera constante. Pero presenta otros rasgos muy especiales, que contribuyen de manera decisiva a caracterizar el miembro anterior.

Un rasgo muy notable es que el carpo, metacarpo y primeras falanges de varios dedos forman un conjunto de piezas yuxtapuestas con muy poco movimiento relativo, configurando un órgano extenso y aplastado, que sugiere inmediatamente la analogía con la forma y función de la pala.

Un segundo carácter notable es la amplia articulación que presenta esta pala ósea con el zeugopodio, articulación montada especialmente sobre el radio.

Un tercer carácter entre los más llamativos de la mano es el desarrollo de los dedos II y III, sobre todo de la gran falange ungueal, una de las piezas más notables en el esqueleto de los escelidoterios.

De estos tres rasgos, los dos primeros caracterizan la mano de los Gravígrados en general, mientras que el tercero es el mejor carácter diferencial entre los distintos grupos. Como ejemplos de referencia, podemos citar dos líneas adaptativas concretas de la mano en gravígrados, en *Megatherium* y en *Glossotherium*. En el primero, está muy reducido el dedo I, del que sólo queda un resto atrófico del metacarpiano; están bien desarrollados, con uña típica, los dedos II-IV; y son atróficas las falanges del dedo V, pero la reducción no afecta al metacarpiano. En *Glossotherium* están bien desarrollados los cuatro primeros dedos, con uña típica, mientras que el V está reducido en sus falanges.

En cuanto a los escelidoterios, encontramos en ellos dos estadios de reducción de la mano bien definidos, dentro de la misma tendencia. En *Scelidodon* el dedo I es completo, con uña típica, pero es de menor tamaño, en comparación con las proporciones de otras manos de gravígrados, y presenta sus estructuras menos marcadas; es decir,

muestra claramente un proceso de reducción. Los dedos IV y V presentan las falanges muy reducidas, atróficas las últimas, aunque aún independientes en el IV, y soldadas en el V.

En *Scelidothorium* el dedo I está muy reducido. La mitad proximal del metacarpiano es normal, pero la mitad distal se estrecha mucho; la falange 1ª conserva apenas la estructura típica, pero está muy reducida, casi atrófica; y falta la falange ungueal. Los dedos IV y V presentan las falanges aún más reducidas que en *Scelidodon*, y falta la 3ª del V; además, los metacarpianos muestran alguna reducción, el V más que el IV. Se pueden señalar, por lo tanto, como dos gradientes de reducción en la mano de los esclidoterios, pentadáctila y mesaxónica: reducción de los dedos más alejados del eje del autopodio, los dedos I y cubitales, el V más que el IV; y reducción del acropodio en esos mismos dedos, en sentido distal-proximal.

A continuación, se consideran brevemente los principales caracteres del autopodio de los esclidoterios.

**Basipodio.-** El carpo es pequeño. Consta de siete piezas, distribuidas en dos filas, proximal y distal.

La fila proximal consta de cuatro huesos. Los tres principales, escafoides, semilunar y piramidal, articulan con el zeugopodio; son los mayores del carpo. El cuarto, el pisiforme, es menor, y articula sólo con el piramidal en su parte palmar.

La fila distal consta de tres huesos, en tamaño creciente: trapezoides, bastante pequeño; grande y ganchudo. Falta el trapecio. Su lugar está ocupado por el metacarpiano I, que contacta con el escafoides, y asume la función del trapecio.

**Metapodio.-** El metacarpo de los esclidoterios está compuesto por los cinco huesos normales bien desarrollados, como corresponde a una mano pentadáctila. Sin embargo, estos cinco huesos tienen notables diferencias de forma y tamaño, en correspondencia con el distinto desarrollo y función de cada dedo, carácter propio de los Gravígrados.

La característica más notable del metapodio es su amplitud. Ya es grande la anchura proximal del metapodio, zona en que las extremidades proximales de los cinco huesos son contiguas, con extensas carillas de articulación entre ellos; pero esta amplitud basal se acentúa porque las extremidades distales son divergentes.

Otra característica del metapodio es su concavidad en sentido palmar.

Todos los huesos tienen un acusado relieve, con facetas de diversa orientación en las caras articulares y marcados tubérculos y fosas en las caras no articulares. La superficie de estas caras es más lisa que en los huesos del carpo; en especial, se advierte una reducción en el número y tamaño de los orificios.

De los cinco huesos, el M IV y M V son semejantes; son los más alargados, los que responden mejor al que podemos considerar tipo de metacarpiano en los Mamíferos. También son semejantes el M II y M III, cortos, macizos, siendo bastante mayor el M III; son los más característicos del carpo de los escelidoterios. El M I es más diferente, como corresponde a una mano sin trapecio y con un dedo primero en regresión.

Acropodio.- En el autopodio de los Mamíferos, es el acropodio el segmento más afectado por las adaptaciones, con frecuente reducción del número de dedos, reducción que puede afectar también al metapodio, y extenderse igualmente al basipodio, estableciéndose así en el autopodio como un gradiente adaptativo en sentido distal-proximal, que alcanza también, frecuentemente, al zeugopodio. Otras veces, sin embargo, el basipodio presenta sus propias adaptaciones.

El acropodio es el segmento más notable en la mano de los escelidoterios. La repartición en tres grupos de los cinco dedos, manifiesta ya en el metapodio, muestra toda su diversificación en el acropodio: dos dedos móviles altamente diferenciados (II y III); dos dedos atróficos (IV y V); y el dedo I, reducido en *Scelidodon*, y atrófico en *Scelidotherrum*.

Además de esta división en grupos, ya de suyo muy característica, el acropodio muestra una singularidad aún mayor en la propia diferenciación de las falanges. La 1ª, muy corta y muy poco móvil, muestra una tendencia que ya se ha realizado en los perezosos actuales, en los que se encuentra fusionada con la 2ª (*Bradypus*, con una estructura de la mano muy diferente); en los escelidoterios no está soldada anatómicamente, pero sí incorporada funcionalmente. Además, la falange muestra la misma tendencia en relación con el metacarpiano, con el que apenas presenta movimiento relativo.

La falange 2ª es más alargada, aunque sigue resultando corta, más corta en el dedo III que en el II. Robusta en su base, se termina en

una muy completa polea articular, soporte de una falange ungueal que es excepcional por su tamaño y su movilidad. Esta articulación 2ª-3ª falange es la única de movilidad amplia que existe en el autopodio.

No se nos han conservado las uñas de los escelidoterios. Como en los Gravígrados en general, debían ser enormes. El grupo de los Gravígrados presenta, probablemente, las mayores uñas que han existido en los Mamíferos.

Todas estas características se dan en los dedos II y III, los típicos de los escelidoterios. En los dedos IV y V, el acropodio es atrófico, más en *Scelidothorium* que en *Scelidodon*, en el que aún existen las tres piezas independientes. La regresión es mayor en las falanges terminales que en las intermedias, y en éstas mayor que en las basales. Se reducen hasta tener forma de nódulos en los que son reconocibles pocos rasgos característicos de las falanges, ninguno en las terceras.

El dedo I es normal en *Scelidodon*, aunque reducido, y atrófico en *Scelidothorium*; debió ser muy rápido el proceso regresivo. Como es normal en los Mamíferos, constaba de dos falanges, semejantes en su forma y función a las falanges 2ª y 3ª de los demás dedos típicos, en este caso del II y III.

Finalmente hay que señalar que la fórmula falángica de los escelidoterios es la típica mammaliana, al menos en *Scelidodon*.

OTROS ÓRGANOS.- Limitándonos a los mamíferos marchadores, como eran los escelidoterios, se advierte que, además de las extremidades, otras partes del cuerpo pueden participar en la función locomotora en sentido amplio, es decir, en el desplazamiento del animal.

La cabeza y el cuello, que no intervienen en la marcha, sí pueden participar en un cambio de postura del animal, apoyando la cabeza y haciendo fuerza con el cuello. Así ocurre en muchos mamíferos al revolcarse en el suelo, por ejemplo los équidos.

El tronco suele tener una participación importante en la carrera, especialmente en la carrera a saltos, arqueándose y estirándose por la acción de su musculatura propia. En la marcha no interviene, excepto para mantener la rigidez del apoyo de las extremidades.

La cola puede actuar como contrapeso del cuerpo en el salto o la carrera, o bien servir de apoyo para una posición de trípede.



En los escelidoterios, la cabeza es alargada y móvil, lo que serían caracteres favorables para contribuir a los cambios de posición, pero el cuello es corto y poco potente, por lo que la eficacia del conjunto cabeza-cuello sería moderada.

El tronco, masivo, y las demás características de los escelidoterios, excluyen la posibilidad de la carrera y el salto. No obstante, el tronco es largo, y la suma de los desplazamientos vertebrales, a partir del sinsacro, debía ser considerable. Este carácter es importante para interpretar la posición erecta, que sin duda adoptaban con frecuencia.

La cola les proporcionaba un tercer punto de apoyo en la postura bípeda, como se ha indicado anteriormente.

---

### C) - ESTRUCTURA DE LA TESIS

Con todas las ideas que anteceden, se puede estructurar este trabajo, escogiendo las cuestiones a tratar y la manera de tratarlas, de modo que el resultado sea un estudio sistemático coherente.

La Tesis constará de cuatro partes, cuyo contenido y orden se han explicado, con las limitaciones aceptadas. Es necesario analizar ahora cada una de estas partes, considerándolas como etapas en el estudio, con sus objetivos y su metodología propios. Las partes son:

- 1ª.- Descripción del esqueleto de la extremidad anterior.
- 2ª.- Estudio de la musculatura de la extremidad anterior.
- 3ª.- Estudio de la Anatomía Funcional de la extremidad anterior.
- 4ª.- Deducciones en relación con la Paleobiología de los escelidoterios.

Ahora bien, todo trabajo científico, además de abordar directamente unos temas, detecta lagunas de conocimientos necesarios para el estudio de esos temas; establece nuevas conexiones entre ellos; y sirve de base para nuevos estudios. No se tendría una visión completa de este trabajo sin indicar el contexto científico en el que queda enmarcado el estudio del aparato locomotor de los escelidoterios. A este fin, se añade un capítulo a esta Tesis, a manera de Epílogo, con la denominación de "Continuaciones de este trabajo".

---

### Partel<sup>a</sup>.- Descripción del esqueleto de la extremidad anterior.

No se ha hecho una descripción completa del esqueleto de los escelidoterios. Los paleontólogos que han ido estableciendo las diversas especies se han ocupado más bien de caracterizar las piezas, diferenciándolas de las de las especies o géneros próximos. Estas descripciones, recopiladas luego en obras más generales, nos presentan una caracterización, una diagnosis de las especies, suficiente para el objetivo propuesto, pero no una descripción completa del esqueleto, que pudiera ser utilizada para otros estudios.

Por lo tanto, este trabajo empieza por hacer una descripción detallada, lo más completa posible, dentro de los límites propuestos, que sirva de base para realizar después el estudio de la Anatomía Funcional, y que podrá ser utilizado también para otros estudios fuera de esta Tesis.

Se explican los apartados de que constará esta descripción previa.

La descripción de cada hueso va precedida de una relación del material utilizado, recogida en el apartado MATERIAL. Las piezas reseñadas llevan los números del "Catálogo-Inventario de la Colección RODRIGO BOTET", que abarca las piezas con numeración inferior al n° 800; los números superiores al 800 han sido asignados para este trabajo a piezas sin clasificar de la misma Colección. No se ha publicado aún una ampliación de aquel Catálogo.

La descripción del esqueleto consta de cuatro apartados:

- a) descripción de cada hueso,
- b) fotografías,
- c) dibujos,
- d) medidas.

#### a) Descripción de cada hueso.

Se hace una descripción precisa de cada uno de los treinta huesos principales de la extremidad anterior. No se describen los sesamoideos por la escasez de material y la incertidumbre de su atribución, pero se hace alusión a ellos al describir sus facetas.

Se pretende en este apartado describir las estructuras que presenta el hueso de una manera objetiva, previa a cualquier estudio sobre él; por lo tanto, se procura no incorporar la interpretación de estas

estructuras. No obstante, dada la normalidad mammaliana de los esclerodermos, los accidentes más llamativos, comunes en los Mamíferos, son identificados y descritos como tales. Por esta normalidad, en la descripción se utiliza la terminología habitual en la Anatomía, y los ejes y planos de referencia habituales para un mamífero en estación cuadrúpeda.

Esta descripción general de cada hueso se ha titulado "DESCRIPCIÓN BÁSICA". En un estudio monográfico de los esclerodermos de la Colección "Rodrigo Botet" o de otro conjunto de restos, esta "Descripción Básica" tendría que ir seguida de la descripción singular de cada una de las piezas.

Como es habitual en estos trabajos, la descripción de las piezas se acompaña de una figuración suficiente, con fotografías y dibujos, como se explica en los dos apartados siguientes.

#### b) Fotografías.

Se presentan fotografías de la extremidad montada, sin norma, y fotografías de cada una de las piezas, en norma.

De las seis normas fundamentales del hueso, (proximal-distal, anterior-posterior, interna-externa, o sus equivalentes), se presentan todas, o las que resulten más demostrativas. Todas están en la orientación habitual, y van acompañadas de una escala gráfica, dividida en centímetros.

Por comodidad para la edición, todas las fotografías se colocan en láminas fuera de texto, al final del mismo. En la página enfrentada se recoge la leyenda aclaratoria necesaria.

#### c) Dibujos.

Para señalar los accidentes del hueso y los puntos osteométricos, se utilizan dibujos hechos con dioptrógrafo.

Para la realización de estos dibujos, los huesos se han colocado "en posición", es decir, apoyados en un plano conocido del hueso. Esta "posición anatómica" no es coincidente con los planos y ejes de referencia en los huesos.

En el Apéndice de esta tesis, "Continuaciones de este trabajo", se precisa cuál podría ser el uso completo del dioptrógrafo en la descripción de la extremidad.

Para señalar los accidentes del hueso y los puntos osteométricos, se utilizan dibujos hechos con dioptrógrafo.

Para la realización de estos dibujos, los huesos se han colocado "en posición", es decir, apoyados en un plano conocido del hueso. Esta "posición anatómica" no es coincidente con los planos y ejes de referencia en los huesos.

En el Apéndice de esta tesis, "Continuaciones de este trabajo", se precisa cuál podría ser el uso completo del dioptrógrafo en la descripción de la extremidad.

Los dibujos presentados resultan suficientes para los objetivos de este trabajo.

La descripción de cada hueso va acompañada, en el apartado ACCIDENTES, de los dibujos de ambas caras, en los que se señalan con abreviaturas los principales accidentes. Los dibujos van precedidos o seguidos de su "leyenda", a ser posible en la página enfrentada.

#### d) Medidas.

Se acompaña la descripción y figuración de cada hueso de un cuadro de medidas realizadas sobre las diversas piezas que en él se indican, en el apartado MEDIDAS. Las medidas se han realizado con calibre y compás de dos puntas, con las técnicas habituales.

Como complemento necesario, cada cuadro va precedido de un dibujo, en el que se señalan los PUNTOS OSTEOMÉTRICOS utilizados, con la DEFINICIÓN de los mismos, a ser posible en la página enfrentada.

Se explica a continuación el criterio seguido en la elección de estos puntos.

Hay que señalar que las piezas estudiadas están con frecuencia incompletas, como es normal en los restos fósiles.

Además, en el caso de los ejemplares montados, las piezas son en parte inaccesibles, ya que no han sido separadas para su estudio; p. ej., los huesos de varias manos.

En otros casos, las piezas están rodadas. Faltan, en estos casos, los puntos más salientes de los huesos, que suelen ser los puntos osteométricos fundamentales.

En suma, son excepcionales las piezas íntegras y con buena conservación.

Orden de los epígrafes.- En cuanto al orden de los epígrafes en la descripción de cada hueso, se ha seguido el de: MATERIAL - FOTOGRAFÍA - ACCIDENTES - DESCRIPCIÓN BÁSICA - MEDIDAS. Las FOTOGRAFÍAS se han agrupado al final, por conveniencia en la composición; por la misma razón, alguna vez la relación de MATERIAL se coloca después de los ACCIDENTES.

Grupos de descripción.- Aunque se hace una descripción singular y unas medidas de cada uno de los huesos, se incluyen también dibujos y medidas que afectan a varios de ellos (mano). Por ello se han agrupado los huesos de la mano en varias unidades de descripción, figuración y medidas. Resultan así los siguientes bloques descriptivos, que constituyen los capítulos de esta Parte 1ª:

CLAVÍCULA - ESCÁPULA - HÚMERO - CÚBITO - RADIO - MANO - CARPO - METACARPO - DEDOS

En el bloque MANO se relaciona todo el material del autopodio utilizado, y se definen sus puntos osteométricos.

## Parte 2ª.- Estudio de la musculatura de la extremidad anterior

El título de esta Parte debería ser "Descripción de la musculatura", ya que en ella se pretende conocer el mayor número posible de rasgos descriptivos de los músculos, para interpretar después correctamente el esqueleto y la musculatura en la Anatomía Funcional de la extremidad. Ahora bien, no se nos han conservado los músculos de los escelidoterios; por tanto, es necesario deducir sus caracteres con los métodos científicos.

En esta parte se hace este estudio, con el objeto de llegar a una descripción lo más completa posible de los músculos.

## Problemática y objetivos de este estudio.

Son bien conocidas las dificultades que presenta el estudio de la musculatura en un grupo fósil, y la cautela con que han de ser acogidas las conclusiones de ese estudio (Bryant y Seymour, 1990). Por estas dificultades, la Miología de los grupos fósiles se encuentra en un evidente retraso, aún más llamativo si se compara con el nivel alcanzado en el estudio del esqueleto.

La Miología mammaliana, en general, ha seguido en su desarrollo etapas similares a las de otras partes de la Anatomía, aunque siempre con retraso respecto a la Osteología. Se puede aludir brevemente a estas etapas: Miología Descriptiva, Miología Comparada, Miología Funcional.

1) En cuanto a la Miología Descriptiva, la musculatura del hombre, primero; luego la de los animales domésticos; y, posteriormente, la de los Mamíferos actuales, ha sido bien descrita, pero casi siempre de una manera singular, individualizada y, muy frecuentemente, utilizando terminologías diferentes. Denominaciones basadas en la forma de los músculos, en su disposición, en su inserción y en su función, han llevado a que un mismo músculo haya sido designado a veces con varias decenas de nombres. La inveterada queja de los anatomistas por esta situación no ha encontrado aún adecuada solución.

2) Al estudio descriptivo ha seguido el de la Miología Comparada. La extraordinaria semejanza estructural del esqueleto en los diversos grupos está acompañada de la misma semejanza en la musculatura. De hecho, los músculos suelen ser órganos más constantes que los huesos.

Las consideraciones morfológicas, completadas decisivamente con el estudio del desarrollo ontogénico y de la inervación, han permitido establecer las homologías en músculos que presentan diversos desarrollos y diversas inserciones juntamente con la pérdida o variaciones de elementos esqueléticos en los Mamíferos actuales, y se ha extendido el estudio de las homologías a los Tetrápodos actuales.

3) La Miología Funcional, primero referida al hombre, y luego a otros mamíferos, ha ampliado el campo de la Anatomía, al incorporarlo a la interpretación biológica integral del ser vivo.

Para completar las alusiones al desarrollo de la Miología, diremos que la Fisiología Muscular ha sido estudiada en cada momento, en sus aspectos mecánicos, energéticos y químicos, con la profundidad que permitía el estado de la Ciencia.

En todos estos estudios, la Miología no ha podido utilizar directamente los datos de la Paleontología, tan importantes en el desarrollo de la Anatomía Comparada de otros sistemas en los Mamíferos.

En parte por esta causa, la Miología mammaliana presenta aún bastantes problemas sin resolver.

Sin embargo, los principios de la Paleontología permiten extender a las formas fósiles el estudio de los órganos que no han fosilizado. En el caso de los músculos, los huesos proporcionan datos importantes sobre ellos: situación, inserción, longitud, amplitud de la contracción. Con estos datos, y los criterios de la Anatomía Comparada y de la Correlación Orgánica, se puede llegar hasta un cierto nivel en el estudio de la musculatura de un fósil, de modo que este estudio contribuya a la interpretación paleobiológica de ese fósil.

---

Sobre toda esta base científica se va a realizar el estudio de la musculatura de la extremidad anterior en los escelidoterios. Desde luego, este estudio no pretende aportar datos en relación con la Miología Comparada, menos aún con los problemas de nomenclatura; sólo pretende ofrecer una base en la que fundamentar las conclusiones que se puedan sacar en relación con la Anatomía Funcional de los escelidoterios: qué movimientos podían realizar, y con qué características. A su vez, se utilizarán estas conclusiones en el estudio de la Paleobiología de este grupo.

Esto es lo que se pretende, con la conciencia de que se puede llegar a conclusiones ciertas y a conclusiones probables; ahora bien el llegar a una conclusión probable es también un avance científico.

Se divide esta parte del trabajo en dos apartados de desigual extensión y tratamiento:

- A)- Descripción de la musculatura.
- B)- Inserciones musculares.

#### A) - Descripción de la musculatura.

Sobre los datos que nos proporciona el esqueleto, se procura en este capítulo deducir el mayor número posible de características de los músculos, tanto en lo referente a los rasgos anatómicos como a los funcionales.

En efecto, es cierto que los aspectos anatómicos y los aspectos funcionales son separables en muchos casos. Precisamente la Paleontología nos ofrece claros ejemplos de ello: estructuras anatómicas

perfectamente descritas, cuya interpretación funcional ha tardado en encontrarse, o aún no se ha encontrado.

Pero también es cierto que estructura anatómica y función son dos aspectos del estudio de una única realidad, el órgano; y que el avance en cualquiera de estos dos aspectos enriquece la interpretación del otro: en definitiva, hace más completo el estudio del órgano. No es necesario insistir en estos conceptos, fundamentales en la definición de una Ciencia: son los viejos conceptos de "objeto material" y "objeto formal", de perenne vigencia en la Filosofía de la Ciencia.

En un estudio de la musculatura de un grupo extinguido, como es este caso, las características estrictamente anatómicas, los "datos" sobre los músculos son forzosamente escasos, ya que se trata de órganos que no han fosilizado. Además, estos "datos" requieren una interpretación constante, a la luz, principalmente, de su funcionalidad. Con ello se van esclareciendo las características globales del músculo.

En este sentido, resulta muy atenuada la separación entre anatomía y función del músculo. Metodológicamente, además, parece conveniente no esforzarse en separarlas, ya que constantemente hay que servirse de una de ellas para obtener datos sobre la otra.

Como consecuencia de ello, el "Estudio de la musculatura" abarca los aspectos anatómicos y la mayoría de los aspectos funcionales, en los músculos individualmente considerados. La consideración conjunta de los músculos y del esqueleto se hace en la 3ª Parte de la Tesis, con el estudio de la Anatomía Funcional.

En este estudio de los músculos se tratan las siguientes cuestiones:

a) Clasificación de los músculos.

Como cuestión previa en el estudio de los músculos, por necesidad metodológica, se expresa la clasificación y la nomenclatura adoptadas, y las abreviaturas que se utilizan. Como se ha indicado, este estudio no pretende aportar datos en relación con los problemas de la clasificación y nomenclatura de los músculos, limitándose a seguir una clasificación sólidamente establecida, la de Kyou-Jouffroy y Lessertisseur (1968), con la misma nomenclatura.

b) Abreviaturas empleadas.

Para conseguir la eficacia deseable en el uso de las abreviaturas, se han expresado todas con cuatro letras. En efecto, unas primeras



abreviaturas de tres letras resultaban oscuras en bastantes casos por su escasa relación con el nombre del músculo. Esta dificultad se acrecentaba al añadir los músculos de la extremidad posterior, que será una continuación natural de este trabajo. Las abreviaturas de cuatro letras solucionan casi todos los problemas.

No se han usado al citar los músculos en el texto, pues ello obligaría a una consulta frecuente de la relación de abreviaturas. Sólo se usan en las leyendas de los dibujos de las inserciones.

### c) Descripción de cada músculo.

En el estudio descriptivo de cada músculo se siguen las siguientes etapas:

1ª - Definición y caracterización del músculo en los Mamíferos.

2ª - Consideración de las variantes que puedan servir de referencia en el estudio. Se citan de preferencia las variantes en los mamíferos claviculados, en los de zeugopodio con movimientos de prono-supinación, en los pentadáctilos y en los mesaxónicos, caracteres que presentan los escelidoterios.

3ª - Consideración de la función del músculo.

4ª - Análisis de los caracteres esqueléticos de los escelidoterios en relación con ese músculo: son los "datos" de que disponemos.

5ª - Deducción de las características de ese músculo en los escelidoterios, por la interpretación de esos datos según la Miología Comparada.

Según la extensión del estudio de cada músculo, se expresan en diferentes apartados estas etapas, o bien se agrupan, procurando siempre la claridad en la exposición.

### B) - Inserciones musculares.

La descripción de las inserciones musculares se hace en la Parte 1ª de la Tesis, y su interpretación en el apartado anterior. Es obligado acompañarlas de dibujos esquemáticos, para mayor claridad.

Ahora bien, las referencias a estas inserciones son muy numerosas, aparte de que cada músculo presenta inserciones en varios huesos, a veces bastante alejados. No es oportuno multiplicar los dibujos, ni remitir a páginas dispersas para su consulta.

Por estos motivos, se agrupan en este apartado todos los dibujos sobre las inserciones musculares en cada hueso. Se añade la leyenda de las abreviaturas.

El grado de probabilidad que se atribuye a cada una de las inserciones presentadas ha quedado expresado en las descripciones y estudios previos.

Un complemento natural de todo este estudio sería realizar una reconstrucción de la musculatura de la extremidad anterior. A ello se hará referencia en el Epílogo de esta Tesis, "Continuaciones de este trabajo".

### Parte 3ª.- Anatomía Funcional de la extremidad anterior.

Los datos obtenidos con el estudio del esqueleto y de la musculatura, se utilizan en esta Parte para estudiar los movimientos de la extremidad.

#### Problemática y objetivos de este estudio.

En la denominación de "Anatomía Funcional" se engloban actualmente un amplio conjunto de Ciencias Anatómicas y Fisiológicas, la mayoría en pleno desarrollo. La Anatomía Funcional se ha convertido en un apasionante campo de estudios.

En este apartado no se pretende dar una visión de conjunto de estos estudios, sino explicar en qué aspectos se va a centrar este trabajo, enmarcándolo dentro de la Anatomía Funcional. Por eso se ha indicado repetidas veces, desde las primeras consideraciones sobre el planteamiento de esta Tesis, que el objetivo era estudiar los movimientos de la extremidad, lo cual es sólo un aspecto, aunque el más importante, de la Anatomía Funcional. A su vez, todo ello dirigido a la interpretación paleobiológica de los escleridoterios.

Huesos, músculos y articulaciones son órganos que permiten a los Mamíferos realizar diversas funciones. Los tres intervienen cuando la extremidad realiza desplazamientos.

Los huesos son órganos pasivos en el movimiento, que prestan inserción a los músculos, y transmiten las fuerzas que se les aplican.

Los músculos son órganos capaces de originar una fuerza, una tensión. Ello se puede traducir en movimientos, de muy diversa significación biológica (movimientos locomotores, circulatorios,

intestinales, reproductores, termogenéticos); o en tensiones, sin desplazamiento, también de diversos significados, que aportan un concepto nuevo, el de "trabajo fisiológico", distinto del de trabajo mecánico (mantenimiento de actitudes y posiciones, presión arterial).

Las articulaciones son órganos complejos, condicionantes del movimiento mismo, e influyentes en varias de sus características.

En la Osteología Funcional ocupa lugar principal la consideración de las relaciones entre los segmentos óseos que determinan las articulaciones y las inserciones musculares, y las características de los desplazamientos originados. Desde los primeros estudios, se establecieron sólidamente las bases bio-matemáticas y bio-mecánicas de los movimientos esqueléticos, que se pueden expresar en palancas movidas por vectores de fuerza muscular, que actúan solas o se suman a otras en el espacio.

La sencillez de las fórmulas matemáticas básicas se complica notablemente por el hecho de que los vectores sean deslizantes, y porque suelen actuar simultáneamente varios de ellos. Se ha llegado así a expresiones matemáticas ciertamente muy completas, pero que resultaban difícilmente manejables por su complejidad. Ahora bien, el uso de los ordenadores ha terminado con esta dificultad.

La Miología Funcional, aparte del estudio básico de la fisiología de la contracción muscular, ha estudiado la amplitud de la contracción, y la fuerza desarrollada por el músculo en relación con el volumen, con la sección y con la longitud del mismo, aplicando todo ello a las palancas óseas para determinar las características de los movimientos.

La Artrología ha acompañado siempre a la Osteología y la Miología en los estudios anatómicos, pero ha ocupado habitualmente un lugar secundario respecto a ellas. Ha recibido un tratamiento más directo, descriptivo, algo apartado de las consideraciones morfológicas más generales, más científicas, de la Osteología y la Miología Comparadas. No obstante, siempre se ha reconocido la importancia de las articulaciones como condicionantes del movimiento, aparte de la propia importancia de la Artrología Patológica.

Sin embargo, la Artrología Comparada ha mostrado que en las articulaciones mammalianas existe la misma uniformidad que en los músculos y huesos. Este trabajo se refiere sólo a las diartrosis, ya que todas las articulaciones de la extremidad anterior son de este tipo.

Por una parte, la estructura anatómica de las diartrosis es constante, con el recubrimiento articular por cartílago hialino y la presencia de una bolsa sinovial, como elementos esenciales, de una eficacia extrema; secundariamente, las cápsulas articulares y los ligamentos necesarios, aparte de la posible presencia de meniscos más o menos extensos. La constancia de estos elementos es compatible con variaciones en el espesor del cartílago, más funcionales que morfológicas; en su caso, sirven para atenuar el relieve óseo, como norma general.

Esta uniformidad anatómica mammaliana ha atenuado la desventaja que supone para la Anatomía Comparada la no fosilización de estas estructuras articulares.

Por otra parte, la forma de la articulación, perfectamente reflejada en los elementos óseos, guarda una relación patente con los movimientos que permite. Así ocurre en los Mamíferos actuales, y con este criterio se interpretan las formas fósiles.

Tampoco la Artrología se ha visto libre de los problemas de nomenclatura y de clasificación, a todos los cuales, específicamente, es ajeno este trabajo. En él se utiliza siempre una terminología común, y siempre se procura excluir toda posibilidad de confusión. Por ello, no parece necesario incluir la definición de los elementos articulares y de los tipos de articulaciones.

En realidad, las dificultades de la clasificación de las diartrosis provienen de la referencia de las superficies articulares a las formas geométricas (esfera, cilindro, polea, plano). Esta referencia es necesaria, pero no es cumplida por ninguna articulación, cada una de las cuales se aproxima más o menos a algunas de las formas tipo.

Por todo ello, el estudio de la Anatomía Funcional de los escelidoterios se limita a dos capítulos:

- 1º.- Estudio de las articulaciones.
- 2º.- Estudio de los movimientos.

#### 1º.- Estudio de las articulaciones.

En la extremidad anterior de los escelidoterios existen 43 articulaciones, con 86 facetas articulares entre los 32 huesos principales afectados.

Todas las facetas han sido descritas en la Parte 1ª, y en los cuadros correspondientes figuran las medidas referidas a ellas.

En este capítulo se considerarán las descripciones y medidas de las 43 articulaciones, completándolas cuando sea necesario, a fin de deducir algunas de las características de los movimientos que posibilitan, especialmente la amplitud del desplazamiento.

## 2°.- Estudio de los movimientos.

Con la consideración conjunta de los huesos, las articulaciones y los músculos, se intentará precisar las características de los movimientos de cada segmento de la extremidad.

En cada uno de los movimientos se considerarán sus tres cualidades principales: amplitud, velocidad y potencia.

Aunque estas tres cualidades pueden ser estudiadas actualmente en sus valores absolutos, como se indicará en el Apéndice de esta Tesis, no parece necesario por el momento ese estudio, dados los objetivos de este trabajo, dirigido a la interpretación paleobiológica de los escelidoterios.

Para este fin, sólo se requieren unas valoraciones aproximadas de estas cualidades, lo necesario para comparar los movimientos de los escelidoterios con los de otros mamíferos, y que esto lleve a una noción suficiente de cómo vivían estos animales.

Al alcanzar esta parte del trabajo, ya se ha hecho alusión previamente a casi todas las características de los movimientos de la extremidad, especialmente en el estudio de los músculos y de las articulaciones. En este capítulo, se presentan reunidas las características de cada movimiento. Se procurará en todo momento evitar las repeticiones que no sean imprescindibles.

Los movimientos que se considerarán son, en cada segmento:

Muñón: desplazamiento, giro.

Brazo: anteroposterior, transversal, rotación.

Antebrazo: flexión, extensión, pronación, supinación, movimientos laterales.

Mano: flexión, extensión, abducción, adducción, poner en cuenco o en canal.

Dedos: flexión, extensión, movimientos laterales.

#### Parte 4ª.- Paleobiología de los esclidoterios.

Se pretende en esta parte de la Tesis conocer el modo de vida de los esclidoterios.

#### Problemática y objetivos de este estudio.

Un estudio paleobiológico se basa en el conocimiento de la Anatomía Funcional del grupo fósil y en el conocimiento de su medio ambiente. Consideraciones sobre estos puntos se hacen siempre que se interpreta un resto fósil, ya que es imposible concebir un ser vivo sin conexión con su medio. Estas consideraciones pueden expresarse formalmente al tratar de ese fósil, o quedar implícitas al referirse a él. Es lo que hacemos con la sola palabra "herbívoro" o "carnívoro".

Las bases de este estudio, la anatomía funcional de los esclidoterios y de los Gravígrados, y la paleoecología de los mamíferos suramericanos, nos son mal conocidas. Sobre lo primero, basta recoger la opinión de Scillato-Yané (1977): "Lamentablemente los estudios morfofuncionales relativos a los *Tardigrada* extinguidos,.....se hallan aún en una etapa preliminar".

Sobre la paleoecología mammaliana, es cierto que el conocimiento de la Paleogeografía, Paleoclimatología, Paleobotánica y Paleoecología suramericanas en general, ha avanzado notablemente en los últimos años, en particular referido al tiempo de mayor desarrollo de los esclidoterios (Neógeno tardío-Cuaternario); pero los estudios son aún muy incompletos.

Desde luego, en los últimos años se han aportado nuevos datos que inciden en este estudio: datos sobre las condiciones ambientales; sobre las formaciones vegetales; y, en relación directa con la alimentación, el análisis de excrementos de *Myloodon*; Pero no está hecho el estudio de los biotopos en que habitaban los esclidoterios, y aún menos el estudio de las biocenosis que los ocupaban. Mantiene su actualidad la expresión de Hoffstetter (1981), al referirse a la Paleoecología y Paleoclimatología: " Las exigencias de los mamíferos fósiles son muy mal conocidas.... En realidad, éste es el campo de investigación más atrasado en el estudio de los mamíferos sudamericanos." Esta frase es reflejo de una realidad cuyo cambio, afortunadamente, se ha iniciado.

La primera consideración al empezar el estudio paleobiológico de los escelidoterios, y también de los Gravígrados, es que no existe ningún grupo de Mamíferos actuales semejante a ellos. Es decir, ningún grupo actual presenta, reunidas, las características paleobiológicas de los escelidoterios.

Se analizarán en su momento todos los rasgos de los escelidoterios en relación con su paleobiología, pero la simple enumeración de los más llamativos resulta sorprendente: lengua de oso hormiguero, dentición de perezoso, gran talla, movimientos lentos, extremidades anteriores móviles con enormes uñas deprimidas; todo ello en un animal que no es mirmecófago, ni arborícola, ni cavador de madrigueras. No debe extrañarnos la dificultad que siempre ha presentado su interpretación paleobiológica.

Los ecosistemas en los que vivieron los escelidoterios nos son poco conocidos, lo cual aumenta la dificultad de su interpretación. En efecto, un ecosistema bien conocido ofrece muchos datos (positivos o excluyentes) para encajar en ellos un nuevo grupo, aunque éste no sea bien conocido; es decir, el conocimiento del ecosistema ayuda a la interpretación paleobiológica de cualquiera de sus poblaciones.

No es éste el caso para los escelidoterios. Se puede considerar bien conocido el biotopo en el que vivió, durante el Pleistoceno, la población más numerosa de escelidoterios, que es la llanura chaco-pampeana; pero sabemos poco de la biocenosis que la ocupaba. Además, los escelidoterios vivieron en otros biotopos, mucho menos conocidos.

Son particularmente escasos los datos sobre las formaciones vegetales en la gran llanura argentina; baste decir que no se han hecho estudios polínicos sobre ellas.

El establecimiento de las edades-mamífero ha supuesto un gran instrumento para ulteriores estudios de las comunidades mammalianas, pero estos estudios no se han realizado aún. Conocemos solamente la coexistencia de los escelidoterios con diversas poblaciones de mamíferos, pero no las relaciones entre esas poblaciones. Menos conocidos son aún los demás Vertebrados y los Invertebrados.

En suma, se conocen de modo fragmentario las asociaciones faunísticas de los escelidoterios, referidas a su coexistencia con otros fósiles, pero no en su aspecto cuantitativo dentro del ecosistema. El ecosistema mismo no ha sido estudiado como tal, y sólo se dispone de algunos datos sobre paleoclimatología, formaciones vegetales, invertebrados, relaciones alimentarias en el ecosistema.

Utilizando el estudio realizado de la Anatomía Funcional del aparato locomotor, en esta 4ª Parte de la Tesis se intentará interpretar los datos existentes sobre los ecosistemas en los que se integraban los escelidoterios en relación con su paleobiología, y aportar nuevos puntos de vista sobre cuál podía ser su modo de vida, todo ello limitado a tres actividades: locomoción, régimen alimenticio y defensa. Parece que no se puede aspirar a otra cosa, en el estado actual del conocimiento de los ecosistemas suramericanos.

Esta parte de la Tesis constará de los siguientes capítulos:

- 1º.- Los paleoecosistemas de los escelidoterios.
- 2º.- Locomoción de los escelidoterios.
- 3º.- Régimen alimenticio de los escelidoterios.
- 4º.- Defensa de los escelidoterios.

#### 1º.- Los paleoecosistemas de los escelidoterios.

Los escelidoterios han tenido una distribución geográfica mucho más restringida que otros Gravígrados. También, al parecer, han ocupado biotopos menos variados. Fueron muy abundantes durante el Cuaternario en la llanura chaco-pampeana, donde se localizan la mayoría de los hallazgos; no obstante, son conocidos en la mayor parte de Suramérica.

En este capítulo se estudiarán las características ecológicas de la llanura chaco-pampeana durante el Cuaternario, de donde proceden, al parecer, la totalidad de los restos estudiados en este trabajo; y se considerarán también, muy brevemente, otros ecosistemas en los que habitaron los escelidoterios.

Este capítulo constará de los siguientes apartados:

- 1.-La llanura chaco-pampeana durante el Cuaternario.  
El biotopo.  
La biocenosis.
- 2.-Otros ecosistemas.

#### 2º.- Locomoción de los escelidoterios.

Se empieza la interpretación paleobiológica de los escelidoterios por el estudio de su locomoción.



### Problemática y objetivos de este estudio.

La locomoción de los mamíferos ha sido siempre bien conocida por el hombre de una manera empírica, por sus implicaciones prácticas; y también, desde antiguo, de una manera científica, por su interés en la doma del caballo. No obstante, la extensión de este estudio a la generalidad de los mamíferos, como tema científico zoológico, ha sido mucho más reciente.

El conocimiento de la locomoción humana ha alcanzado su carácter científico pleno con el desarrollo de la Anatomía Funcional, llegando a la madurez. Sin embargo, hay que resaltar el impulso decisivo que han experimentado recientemente estos estudios, por motivos distintos, aunque complementarios: por el desarrollo de la Biomecánica y de la Medicina Deportiva.

En efecto, la incorporación a la Medicina humana, y también a la Veterinaria, de las variadas clases de prótesis hoy posibles, ha hecho necesaria una renovación de los estudios clásicos de Anatomía Funcional, con el resultado de un gran desarrollo de la Biomecánica, con múltiples campos de aplicación.

Por otra parte, el gran desarrollo del Deporte en la sociedad moderna ha ido acompañado de la evolución de la Medicina Deportiva, con el objetivo de ampliar el conocimiento de la locomoción humana y procurar mejorarla, con el resultado de esas "marcas" que parecían impensables hace pocos decenios. También la Veterinaria ha avanzado en este sentido.

En el estudio funcional del aparato locomotor de los esclidoterios se han considerado los movimientos que posibilitan la locomoción. Sobre esta base, y con la consideración de las demás características de los esclidoterios, se intentará deducir cómo se desplazaban estos animales.

En este tema, siempre se ha aceptado que los esclidoterios eran de movimientos lentos, cuadrúpedos, y que podían erguirse. Este trabajo procurará precisar estos movimientos, siempre en relación con su paleobiología. También se considera para los esclidoterios la posibilidad de natación, ya que, según las conclusiones de este trabajo, habitarían preferentemente en terrenos pantanosos y formaciones deltaicas.

Se considera la locomoción de los escelidoterios en tres apartados:

- 1.- Marcha.
- 2.- Natación.
- 3.- Otros desplazamientos.

### 3º.- Régimen alimenticio de los escelidoterios.

La importancia de la función biológica de la nutrición exige dedicarle este capítulo, el más extenso de esta parte.

#### Problemática y objetivos de este estudio.

El precisar cuál sería el régimen alimenticio de los escelidoterios es un problema que nunca ha sido abordado en profundidad, seguramente por las dificultades que presenta.

En las primeras interpretaciones de los Gravígrados en general, se les atribuyó un régimen fitófago, y con este régimen se relacionó su capacidad de tomar la postura erecta, junto con las características del tren anterior y de la cabeza y lengua; incluso, como hizo el propio Owen, atribuyendo a la uña del dedo III del pie la función de clavarse en el suelo para impedir que resbalase el animal al erguirse en busca de alimentos de los árboles.

Una mejor observación planteó serios problemas al intentar precisar este régimen fitófago. En lo que se refiere a los escelidoterios, la serie dentaria no es tan eficiente como en otros Gravígrados, que ya presentan dificultad en su interpretación. La serie típica de los escelidoterios, con dientes estrechos disyuntos o con muy poco contacto, presentan una superficie oclusal estrecha, alargada y en parte disyunta, muy distinta de la de los herbívoros típicos, y también de los fitófagos en general. Distinta, además de la de otros Gravígrados, aunque semejante a la de los perezosos actuales, que son folípagos.

La dificultad del presumible régimen vegetariano llevó a algunos estudiosos a atribuir a los escelidoterios y a los Gravígrados una dieta de moluscos o de insectos. Estas hipótesis extremas, más que como elementos de trabajo, nos interesan hoy como muestra de la dificultad que presenta el estudio del régimen alimenticio de los Gravígrados en general, y de los escelidoterios en particular.

Etapas y método en este estudio.-Parece conveniente seguir en este estudio un método analítico, antes de intentar elaborar una hipótesis sintética.

El análisis se refiere a los rasgos de los escelidoterios y de sus ecosistemas en relación con su alimentación. Estos rasgos se describieron en los capítulos correspondientes; en este momento se trata de interpretarlos para este fin.

La interpretación de un rasgo puede llevar a conclusiones positivas o a conclusiones excluyentes en relación con su alimentación. Las conclusiones excluyentes van restringiendo el campo de atención, al ir desechando hipótesis inicialmente consideradas.

Por lo tanto, el estudio queda planteado de esta forma:

A) - Analizar las características de los escelidoterios en relación con su alimentación.

Paralelamente, llegar a conclusiones sobre su alimentación, que pueden ser positivas o, más probablemente, excluyentes.

B) - Analizar las características de los ecosistemas en los que vivían los escelidoterios en relación con ellos.

Llegar a conclusiones en la forma indicada.

C) - Integrar las conclusiones positivas y las excluyentes en una hipótesis sintética, que sea una interpretación paleobiológica aceptable.

Como cuestión previa, se dedica un apartado a las necesidades alimenticias de los Mamíferos, con varios aspectos de carácter general, que puedan servir como referencia para precisar el régimen alimenticio de los escelidoterios.

#### 4º.- Defensa de los escelidoterios.

El disponer de mecanismos adecuados de defensa ante sus depredadores suele ser de gran importancia para los animales en general, pero especialmente para los herbívoros. Estos mecanismos son muy variados.

El aparato locomotor suele contribuir decisivamente a esta función biológica, muy especialmente en el caso de los grandes mamíferos, que no pueden utilizar otros medios usuales en los mamíferos pequeños (ocultación, mimetismo).

En el caso de los escelidoterios, hay que suponer que, entre las funciones secundarias del aparato locomotor, figuraría la función defensiva, a cargo del móvil tren anterior, con sus uñas excepcionales.

Por esta relación con el aparato locomotor, se considerará brevemente cómo se defenderían los esclidoterios de sus depredadores.

### Problemática y objetivos de este estudio.

En los ecosistemas terrestres, las relaciones interespecíficas e intraespecíficas en relación con la depredación presentan una gran variedad, tanto mayor cuanto más numerosas sean las especies depredadoras y las especies depredadas, cada una de las cuales habrá desarrollado sus propios mecanismos de ataque y de defensa.

Como norma general, los animales pequeños tienen más depredadores potenciales que los grandes y, dentro de la misma especie, las crías y jóvenes tienen más depredadores que los adultos. Cuando se trata de animales grandes o muy grandes, como eran los esclidoterios, los posibles depredadores son muy pocos, quizás uno solo, o incluso ninguno, al menos para las formas adultas. Esto se refiere a los adultos sanos, ya que las crías y los individuos enfermos o heridos son mucho más vulnerables.

Por lo tanto, al estudiar la defensa de los esclidoterios, se considerará primero cómo eran sus posibles depredadores.

Ante los depredadores en general, los grandes mamíferos presentan, lo primero, una defensa pasiva, por la presencia de unos fuertes tegumentos, reforzados a veces con estructuras que aumenten su resistencia. Su talla y su resistencia los excluyen como presas para casi todos los depredadores del ecosistema.

Ante sus verdaderos depredadores, los grandes mamíferos tienen que adoptar una actitud de defensa activa, la huida muy frecuentemente, a veces buscando refugio en una parte del biotopo en el que tengan ventaja sobre su depredador. Como último recurso, al ser alcanzados por el depredador, harán uso de sus órganos defensivos, capaces, muchas veces, de matar a su agresor; se trata, en ese caso, de un ataque defensivo.

Como en otros temas de este trabajo, se echan de menos unos estudios adecuados sobre los ecosistemas en los que se integraban los esclidoterios. No es objetivo de este trabajo realizar este estudio, y se ha de limitar, por lo tanto, a utilizar los conocimientos disponibles, como son los de las asociaciones faunísticas de los esclidoterios, y los escasos datos sobre la abundancia de las poblaciones de estas asociaciones, en especial de los potenciales depredadores de los esclidoterios.

Como en otros temas de este trabajo, se echan de menos unos estudios adecuados sobre los ecosistemas en los que se integraban los esclidoterios. No es objetivo de este trabajo realizar este estudio, y se ha de limitar, por lo tanto, a utilizar los conocimientos disponibles, como son los de las asociaciones faunísticas de los esclidoterios, y los escasos datos sobre la abundancia de las poblaciones de estas asociaciones, en especial de los potenciales depredadores de los esclidoterios.

Por todo ello, se estudia la capacidad defensiva de los esclidoterios en los siguientes apartados:

- 1.- Depredadores de los esclidoterios.
- 2.- Defensa pasiva.
- 3.- Defensa activa:
  - Buscar refugio.
  - Ataque defensivo.

\*\*\*\*\*

Con esta Parte 4ª termina este trabajo de investigación, dentro de los objetivos propuestos.

Al terminar un trabajo de investigación de cierta extensión, es habitual que se recojan las CONCLUSIONES que se han ido alcanzando en un resumen ordenado y sistematizado, de modo que proporcione una visión de conjunto de los temas estudiados.

La mayor parte de este trabajo se ha empleado en el estudio de la Anatomía Descriptiva y Funcional de la extremidad anterior de los esclidoterios. De los resultados obtenidos se podría hacer un resumen, que no sería muy breve, y que resultaría reiterativo: no serían, propiamente, unas conclusiones del trabajo.

Por lo tanto, las conclusiones que se presenten se limitarán a los resultados del estudio paleobiológico realizado.

Como es igualmente usual, se incluye la reseña de la BIBLIOGRAFÍA utilizada.

Además, como se indicó anteriormente, se ha añadido a las 4 Partes de la Tesis un Apéndice o Epílogo, con el título de CONTINUACIONES DE ESTE TRABAJO.

Se explica seguidamente el significado de este Apéndice.

### Continuaciones de este trabajo

El conocimiento humano, racional y parcial, es progresivo en un doble sentido:

- como racional que es, va estableciendo premisas y deduciendo conclusiones, las cuales a su vez son premisas para llegar a otras conclusiones. Así puede ocurrir que un determinado conocimiento haya sido logrado por la sucesión concatenada de muchos conocimientos previos.

- como parcial que es, ningún conocimiento adquirido supone haber alcanzado la totalidad del conocimiento posible, sino que se convierte en base para otros conocimientos ulteriores.

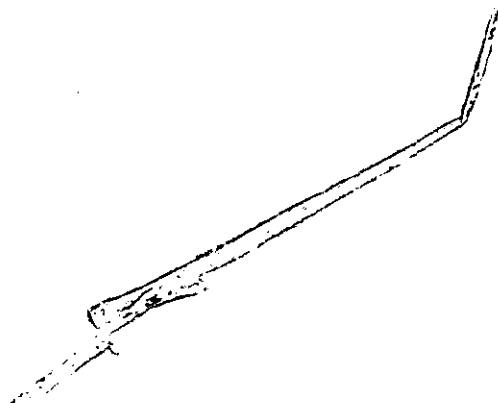
Seguramente que el conocimiento científico es el ejemplo más demostrativo de estas cualidades del conocimiento humano: una adquisición científica importante suele ser lograda mediante un proceso de investigación más o menos extenso, y se convierte en punto de partida para otras líneas de investigación. El resultado será un conjunto sistematizado de conocimientos: una Ciencia. La Paleontología es buen ejemplo de ello.

En este sistema científico, siempre incompleto, suele haber lagunas, que tienen que ser llenadas; y suelen estar abiertas diversas líneas de investigación, fruto de recientes conocimientos. Así sucede en la parcela científica que es el grupo de los esclidoterios. En este sentido, este trabajo ha detectado en ella algunas lagunas, ha aportado a ella algunos conocimientos, y puede contribuir a otros futuros.

En este "Epílogo" de la Tesis se señalan las posibles líneas de utilización y de ampliación de este trabajo para avanzar en el conocimiento de los esclidoterios. Por eso se le ha titulado "Continuaciones de este trabajo".

Se indicará la posible extensión de este trabajo en varios apartados:

- a) Descripción y figuración.
- b) Estudio biométrico.
- c) Estudio anatómico.
- d) Anatomía Funcional.



## Bibliografía.

En este apartado se recoge la bibliografía que se ha utilizado y citado en este trabajo, lo cual se ha hecho con tres criterios:

1.- Toda la bibliografía utilizada en lo referente a los escelidoterios y a las cuestiones paleontológicas con ellos relacionadas.

2.- La principal bibliografía sobre las cuestiones paleogeográficas, paleoclimatológicas y paleoecológicas relacionadas con este trabajo.

3.- La bibliografía básica en las cuestiones de Anatomía y de Anatomía Funcional.

Se explica el uso de estos criterios.

1.- Bibliografía sobre paleontología de los escelidoterios.- Se reseñan los trabajos paleontológicos sobre escelidoterios, bien sean específicos de ellos, o bien se refieran a ellos en el conjunto de los Gravígrados.

Es obvio que este importante grupo está recogido en todas las obras generales sobre Paleontología y Paleomastozoología, en las cuales se sientan todos los criterios aplicables al grupo en cualquier trabajo científico. No se citan todas estas obras, sino las que han supuesto una aportación específica al estudio de este grupo.

2.- Bibliografía sobre el paleoambiente de los escelidoterios.- Para hacer la interpretación paleobiológica de estos animales ha sido precisar en un cierto grado las características de los biotopos y de las biocenosis en los que vivieron.

En el establecimiento de este marco se han examinado muchos trabajos, siempre buscando la relación posible con los escelidoterios. En los últimos lustros se ha ampliado considerablemente la bibliografía existente sobre Terciario y Cuaternario argentinos, en sus múltiples aspectos. De esta copiosa bibliografía, se citan sólo los trabajos principales que han servido para fijar este marco. Estos trabajos resumen a veces otros anteriores.

3.- Bibliografía sobre Anatomía Descriptiva y Funcional.- La mayor parte del trabajo de esta Tesis se ha empleado en estudiar, con los criterios de la Anatomía Comparada, los huesos, músculos, articulaciones y movimientos de la extremidad anterior de los escelidoterios. No existen monografías importantes sobre ellos.

Por lo tanto, para la realización de este trabajo ha sido necesario utilizar las obras generales sobre Anatomía Descriptiva y Funcional, muy

completas en lo referente a Anatomía Mammaliana. A veces se ha buscado una mejor interpretación en estudios monográficos.

La coincidencia en los caracteres fundamentales de la extremidad anterior de los esclidoterios con la del hombre (claviculada, zeugopodio con prono-supinación, pentadáctila, mesaxónica) ha permitido utilizar en este trabajo, hasta cierto punto, el perfecto conocimiento existente de la Anatomía Humana. En cambio, se ha podido usar mucho menos el segundo gran bloque de conocimientos anatómicos, el referido a los animales domésticos, ya que la extremidad de los esclidoterios es bastante distinta a la de todos ellos. También se ha podido utilizar el buen conocimiento existente de la Anatomía de los Desdentados, y en concreto de los perezosos actuales.

De estos temas, la bibliografía existente es, simplemente, indefinida; y la bibliografía consultada, con éxito o sin él, en relación con los esclidoterios, ha sido muy copiosa. Se citan sólo las obras fundamentales que se han utilizado.



**PARTE 1<sup>a</sup>**  
**DESCRIPCION DEL ESQUELETO**  
**DE LA**  
**EXTREMIDAD ANTERIOR**

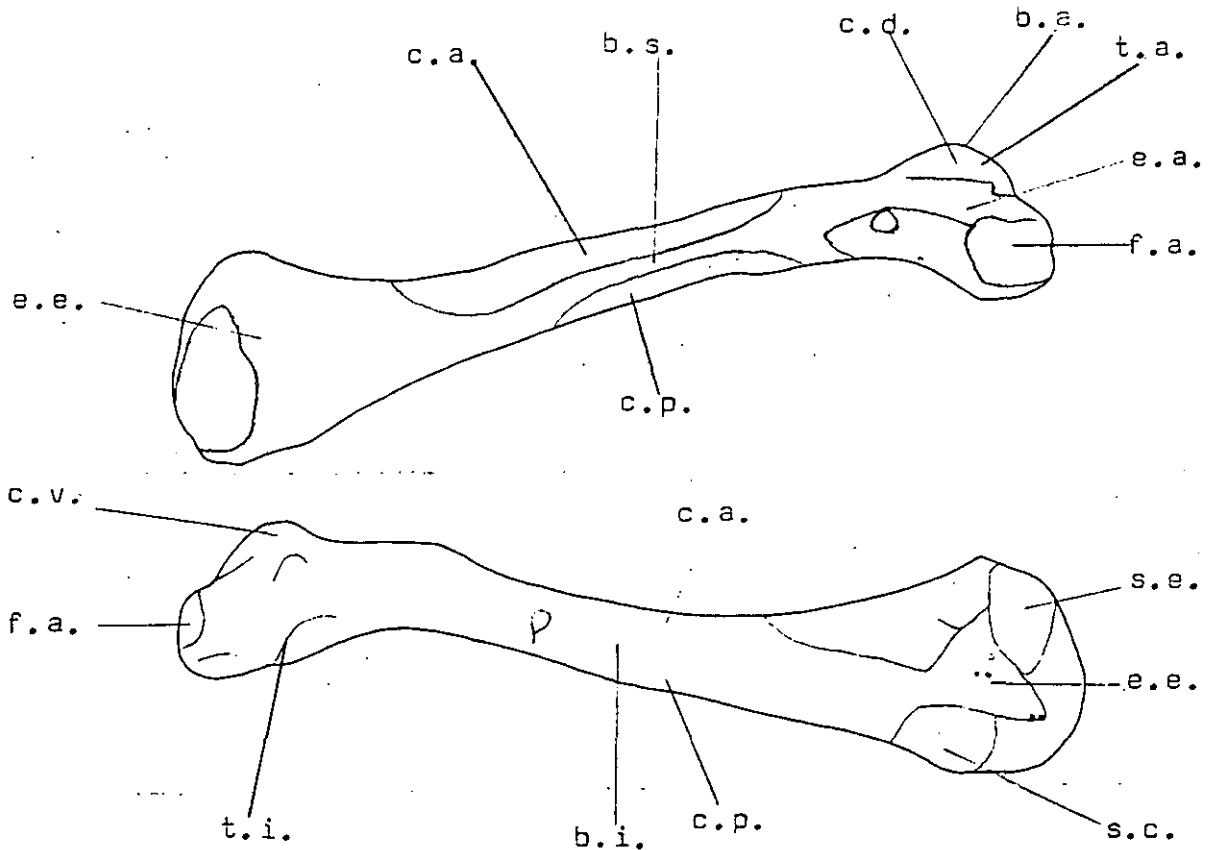
## ÍNDICE

MATERIAL	62
FOTOGRAFÍAS: normas anterior, posterior, superior e inferior: Lám. IV	503
FIGURAS: accidentes, normas superior e inferior	63
DESCRIPCIÓN BÁSICA	64
EPÍFISIS ACROMIAL	64
Tubérculo superior	65
Faceta articular acromial	65
Tubérculo anterior	66
Cara dorsal	66
Cara ventral	66
Borde anterior	66
Tubérculo inferior	66
DIÁFISIS	67
Cara anterior	67
Cara posterior	67
Borde superior	67
Borde inferior	68
EPÍFISIS ESTERNAL	68
Cara externa	68
Superficie articular	68
Cara interna	69
Bordes	69
MEDIDAS: Puntos osteométricos, normas anterior y posterior definición	70 70
Medidas	71

### CLAVÍCULA - MATERIAL

- 1) 7, vitr. 41. *Scelidothorium carlesi*, montado. Dcha., completa.
- 2) Idem. Izq. Completa.
- 3) 731, vitr. 1. *Scelidodon tarijensis*. Dcha., completa.
- 4) 446, vitr. 19. Izq., completa.
- 5) 483, vitr. 15. Dcha., completa.
- 6) 484, " " . Dcha., completa.
- 7) 485, " " . Izq., casi completa. Reconstruida.
- 8) 486, " " . Dcha., completa.
- 9) 487, " " . Dcha., extremidad esternal.
- 10) 488, " " . Dcha., mitad de la diáfisis y extremidad esternal.
- 11) 489, " " . Dcha., parte de la diáfisis y la mayor parte de la extremidad acromial.
- 12) 490, vitr. 15. Izq., extremidad acromial.
- 13) 491, " " . Izq., parte de la diáfisis y extremidad acromial.
- 14) 808, vitr. 10. Dcha., falta la extremidad esternal.
- 15) 809, " " . Dcha., parte de la diáfisis y extremidad acromial.
- 16) 11-1, vitr. 4. Dcha., completa (joven).
- 17) 11-2, " " . Izq., falta la extremidad acromial (joven).

CLAVÍCULA - ACCIDENTES. CARAS SUPERIOR E INFERIOR



derecha

LEYENDA

- b.a. - borde anterior del tubérculo anterior
- b.i. - borde inferior
- b.s. - borde superior
- c.d. - cara dorsal del tubérculo anterior
- c.o. - cresta oblicua
- c.v. - cara ventral del tubérculo anterior
- e.a. - epífisis acromial
- e.e. - epífisis esternal
- f.a. - faceta articular acromial
- s.c. - superficie articular costal
- s.e. - superficie articular esternal
- t.a. - tubérculo anterior
- t.i. - tubérculo inferior

## CLAVICULA - DESCRIPCION BASICA

La clavícula de los esclerodermos es un típico hueso largo, con diáfisis bastante alargada y dos epífisis prominentes. Tiene forma de S alargada, con la diáfisis apenas curvada y las epífisis desviadas en sentidos opuestos, acentuando hacia los extremos las inflexiones de la S.

Esta disposición, con inflexiones análogas a las de la clavícula humana, y el hecho de que la diáfisis esté también aplastada en sentido craneal-caudal, permitiría utilizar para la descripción de este hueso los elementos de referencia habituales en la descripción de la clavícula humana; pero con mayor corrección, puesto que se hace la descripción del animal supuesta la estación cuadrúpeda, se denominará borde superior al borde dorsal e inferior al ventral, y cara anterior a la craneal y posterior a la caudal.

No se utilizan los términos proximal y distal en la descripción de la clavícula, ya que estos términos pueden hacer referencia al eje antero-posterior, al plano sagital o al punto de articulación con la cintura. Así tendríamos que el extremo acromial es distal respecto al plano sagital, proximal respecto a la cintura, y puede ser proximal o distal respecto al eje del cuerpo.

La clavícula está perfectamente desarrollada en los esclerodermos. Es un hueso importante, que articula con la escápula, el esternón y la primera costilla.

Se describen en ella la epífisis acromial; la diáfisis; y la epífisis esternal.

---

### EPÍFISIS ACROMIAL

Es menos voluminosa que la esternal. Está separada de la diáfisis por una clara constricción, que forma un cuello anatómico de la clavícula.

A partir de este cuello presenta la epífisis tres caras bien reconocibles, aunque muy variables, de modo que hacia su mitad tiene una sección aproximadamente triangular en sentido perpendicular al eje del hueso. Esta pirámide triangular se trunca por una cuarta cara oblicua

al eje del hueso, con lo cual la cabeza acromial toma forma tetraédrica irregular.

Esta forma está determinada porque al cuerpo óseo, continuación de la diáfisis aplastada, se añade en la cabeza un elemento estructural nuevo en forma de tubérculo voluminoso sobre la cara anterior. Además, se refuerza el borde inferior, formándose otro tubérculo menor.

Hay, por tanto, tres salientes óseos en la epífisis: el tubérculo articular, superior; el tubérculo anterior; y el tubérculo inferior. Las caras son cuatro: una cara posterior, continuación de la cara posterior de la diáfisis, entre los tubérculos superior e inferior; una cara anterior-superior, y otra anterior-inferior, entre los respectivos tubérculos; y una cuarta cara entre los tres tubérculos, que viene a tener orientación lateral-externa.

Se describen en la epífisis acromial estos tres tubérculos.

Tubérculo superior.- Se puede considerar como la continuación estructural del hueso. Se termina por la faceta articular, que se describe en seguida, pero cuya posición es muy significativa para comprender la estructura de la clavícula. En efecto, es alargada, convexa en sentido de la dimensión mayor, con el plano que contiene este eje mayor sensiblemente paralelo al plano de la diáfisis. La distancia entre estos planos es aproximadamente la del ancho de la diáfisis en sentido perpendicular a ellos. La epífisis acromial queda así desplazada del plano de la diáfisis en sentido caudal.

Como la epífisis esternal se desarrolla más en sentido craneal a partir del mismo plano, la clavícula toma también una disposición en S alargada vista según sus bordes, es decir, en sentido perpendicular al que se ha considerado análogo al de la curvatura en S de la clavícula humana.

Faceta articular acromial.- Tiene forma y tamaño variables, pero conserva constantes ciertos rasgos. La forma típica es elipsoidal, convexa, alargada en el sentido ya indicado.

Presenta un borde neto, normalmente saliente, en toda la mitad posterior, y en los extremos de la mitad anterior. Hacia el medio de esta mitad el borde es menos neto, no saliente, a veces cóncavo, y a veces se difumina, continuándose insensiblemente la faceta articular con la superficie del hueso en una estrecha zona. Cuando este borde es cóncavo, la faceta toma forma arriñonada.

El extremo externo de la faceta articular corresponde al punto más exterior de la clavícula; y el extremo interno se continúa con una cresta que constituye el borde posterior de la clavícula. Por lo tanto, la faceta articular se extiende a lo largo de este borde, en su parte terminal.

Generalmente el tubérculo articular está perfectamente definido, separado incluso por una constricción del resto del hueso. Esta constricción supone una zona débil del hueso, y de hecho varias de las clavículas estudiadas están rotas en esta zona.

Tubérculo anterior.- Típicamente es redondeado, alargado en el sentido del eje del hueso, que forma a su nivel la inflexión cóncava en sentido ventral-dorsal. Tiene por tanto una cara dorsal, una cara ventral y un borde anterior.

Cara dorsal.- Forma, con la superficie articular, una de las caras de la epífisis. Entre los tubérculos anterior y superior existe una depresión alargada en forma de canal, más profundo hacia los extremos. En esta depresión existen numerosos orificios.

Cara ventral.- Se continúa sin interrupción con la del tubérculo inferior, formando otra de las caras de la epífisis.

Borde anterior.- Este borde se continúa con una cresta que alcanza oblicuamente el borde posterior de la clavícula a una distancia entre un tercio y un cuarto de la longitud total del hueso, a partir del extremo acromial.

Tubérculo inferior.- Hace saliente hacia la cara posterior de la clavícula. Su borde se continúa hacia el exterior con una cresta que empalma con el borde del tubérculo anterior, en un arco de más de una semicircunferencia. Se forma así otra de las caras de la epífisis, plana o algo cóncava, bordeada por esa cresta excepto hacia el cuello de la clavícula, que es donde viene a borrarse el borde inferior.

Entre el borde del tubérculo inferior y la mitad posterior del borde de la faceta articular se extiende otra cara de la epífisis, continuación de la cara posterior, desviada en sentido caudal. Se marca en ella un canal, en el sentido del eje del hueso, que es la constricción a lo largo del tubérculo articular. El lado inferior del canal también forma un borde saliente, continuándose la cara de la epífisis hasta el borde inferior

del tubérculo, que queda así como un saliente convexo de lados paralelos sobre la cara posterior.

---

### DIÁFISIS

La diáfisis está bien delimitada en su extremo acromial por el cuello anatómico de la clavícula.

En su extremo esternal no existe una estructura semejante para marcar la separación. Se puede considerar que termina la diáfisis y empieza la epífisis esternal en el nivel en que el hueso es isodiamétrico en sentido superior-inferior y anterior-posterior, lo cual tiene lugar aproximadamente en el comienzo de la cuarta parte esternal de la longitud del hueso.

La superficie de la diáfisis, en general, es más bien lisa, aunque presenta varias zonas rugosas.

Al estar aplastada la diáfisis en sentido craneal-caudal, se describen en ella dos caras, anterior y posterior, y dos bordes, superior e inferior.

Cara anterior.- Es rugosa en su mitad dorsal a partir de la epífisis acromial hasta casi su punto medio, con la cresta oblicua que hemos señalado anteriormente. Luego es bastante más lisa, aunque puede presentar algún pequeño saliente en forma de tubérculo o cresta.

Cara posterior.- Presenta también esta cara una zona rugosa, aproximadamente en la zona correspondiente a la de la cara anterior, aunque de menos relieve y más reducida. También existe una cresta muy débil oblicua hacia el borde superior, convergente con la de la cara anterior.

El resto de la cara es semejante a la cara anterior, pero algo más rugoso, también por la presencia irregular de pequeños salientes.

Borde superior.- Es rugoso hacia la mitad de la clavícula, por converger en él las dos crestas oblicuas de ambas caras. Sigue un tramo liso, y a continuación el borde se ensancha y desaparece, al ensancharse el hueso para formar la epífisis esternal.



---

Borde inferior.- Es semejante al borde superior, pero más liso y más redondeado que él a cualquier nivel de la diáfisis.

---

### EPÍFISIS ESTERNAL

Es algo más voluminosa que la acromial y presenta una constitución y un relieve mucho más sencillos que los de aquélla. Se distinguen en ella dos caras, externa o ventral, e interna o dorsal; y dos bordes, que se van a denominar en este trabajo superior e inferior, como se justifica después.

Cara externa.- Articula con el esternón en parte de su extensión.

La primera pieza esternal, aplastada en sentido ventral-dorsal, es plana por su cara externa, y presenta un saliente agudo en dirección craneal. Los lados que unen esta apófisis con los vértices antero-externos del esternón son curvos, cóncavos en sentido mesial. La cara interna de esta pieza está excavada en dos amplias fosas, derecha e izquierda, separadas por un tabique medio a lo largo de la apófisis esternal anterior. En estas fosas articulan las clavículas por su cara externa, quedando separadas una de otra solamente por ese tabique óseo, que no alcanza la altura del espesor de la epífisis clavicular.

La cara externa de la clavícula viene a ser como una expansión en sentido anterior y posterior del borde inferior, que continúa bien marcado bordeando la cara articular por su expansión anterior.

En su expansión posterior el borde apenas se marca, excepto al final, donde ambas caras de la epífisis se aproximan y se forma incluso un saliente que marca el punto donde termina la inflexión cóncava del borde posterior y empieza el arco convexo que es el borde del hueso en su extremo esternal. Éste es el punto más saliente en sentido posterior.

La superficie articular con el esternón y con la cabeza anterior de la primera costilla no forma facetas bien definidas, como en las demás articulaciones de la extremidad. La superficie articular presenta con frecuencia irregularidades, y no presenta bordes claros que la separen del resto de la superficie del hueso.

Ambas áreas articulares forman un cierto ángulo, bastante variable. La parte esternal puede ser cóncava.

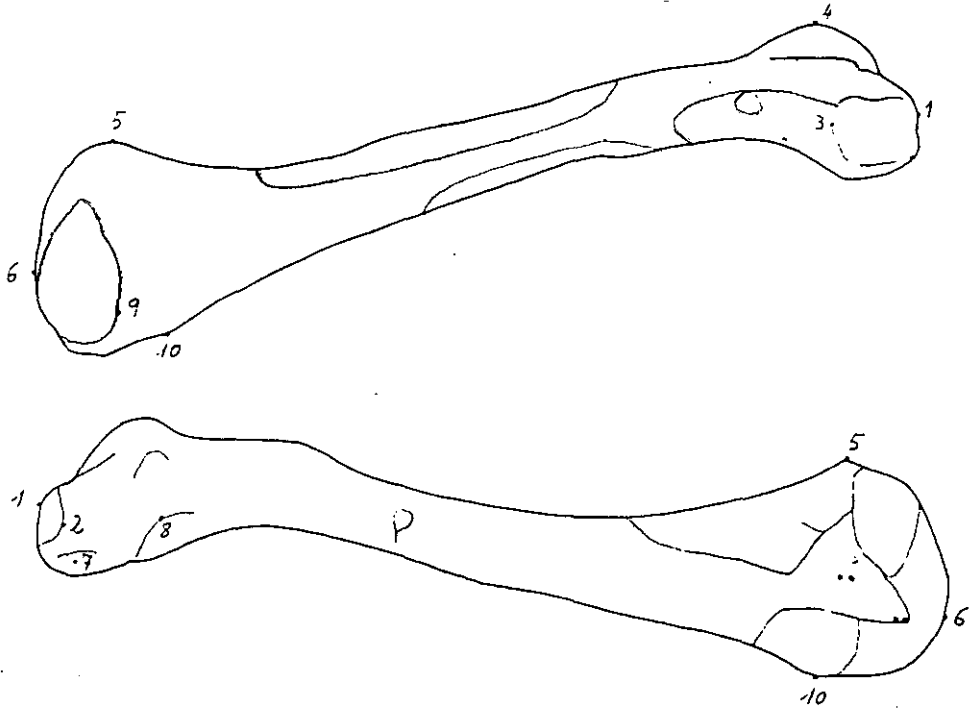
Cara interna.- Es como una expansión en abanico del borde superior de la diáfisis. Se forma así una cara alabeada, cóncava en sentido longitudinal respecto al eje del hueso y convexa en sentido transversal, sin ningún accidente especial. Termina en un arco rugoso bastante regular entre los salientes extremos anterior y posterior de la epífisis.

En gran parte de su zona anterior, este arco coincide con el borde de la cara articular, correspondiente al saliente anterior del esternón. Pero luego este borde se dirige hacia el extremo externo de la arista del diedro que hemos señalado, alejándose del arco con que termina la zona lisa de la cara superior. Por tanto, se añade otra superficie a la cara de la epífisis, que es rugosa, y forma ángulo con la zona lisa, extendiéndose a partir del arco rugoso desde el saliente posterior y desde el punto en que se separa el borde articular, hasta el extremo de la clavícula. Esta superficie rugosa es convergente con la superficie articular en el borde extremo esternal.

Bordes.- Han quedado descritos en las caras.

En cuanto a denominarlos "superior" e "inferior" a pesar del cambio de orientación producido respecto a los bordes superior e inferior de la clavícula, se justifica porque en ambos casos son una continuación del otro; porque corresponden a las curvaturas en S que se han señalado; y porque realmente son superior e inferior, aunque se hayan prolongado en sentido craneal y caudal en sentido distinto a la disposición que tenían en la diáfisis.

Por eso no sería correcto denominarlos "craneal" y "caudal", términos que tendrían distinto significado en la diáfisis y en la epífisis esternal.

CLAVÍCULA - PUNTOS OSTEOMÉTRICOS

derecha

- 1.- Extremo acromial.
- 2.- Extremo posterior de la carilla articular acromial.
- 3.- Extremo anterior de la carilla articular acromial.
- 4.- Punto más saliente del tubérculo anterior.
- 5.- Punto más saliente superior-anterior de la epífisis esternal.
- 6.- Punto más saliente esternal según el eje del hueso.
- 7.- Punto más saliente acromial del tubérculo posterior.
- 8.- Punto más saliente esternal del tubérculo posterior.
- 9.- Punto más saliente de la cara externa de la epífisis esternal.
- 10.- Punto más saliente posterior, perpendicular al eje del hueso, de la epífisis esternal.

CLAVÍCULA - MEDIDAS

Valores en milímetros, en las piezas indicadas al comienzo de cada columna, entre los puntos señalados al comienzo de cada fila.

piezas	446	483	484	486	<i>Scelidothorium carlesi</i>	
	i	d	d	d	d	i
puntos						
1-6	205	238	≈239			
2-3	24,5	33,5	49		27,5	30
faceta acromial, transversal máx.						
	19	20	30		20	≈22
transversal en 4						
	28,5	34,5				
4-7		42				
4-8		33				
diáfisis, máximo						
	27,5	32,5	≈32	34		
diáfisis, mínimo						
		28,5	≈28	26		
diáfisis transversal, máximo						
	21	22	25	20		
diáfisis transversal, mínimo						
	16	17,5	18	18		
5-10	52	57	67	50		
perpendicular en 5-10						
	39	29	31	28		
7-8		22				

**ESCAPULA****ÍNDICE**

MATERIAL	73
FOTOGRAFÍAS: 759, norma axilar. Lám. IV	503
759, normas dorsal y ventral. Lám. V	505
FIGURAS: accidentes: leyenda	74
normas dorsal y ventral	75
DESCRIPCIÓN BÁSICA	76
CUERPO O ESCAMA	76
BORDES Y ÁNGULOS	77
Borde anterior o cervical	77
Ángulo superior	77
Borde posterior o interno	77
Ángulo inferior o posterior	78
Borde inferior, ventral o axilar	78
CARA DORSAL	78
Región supraespinosa (Fosa supraespinosa)	78
Región infraespinosa	79
Espina secundaria	79
Fosa infraespinosa	79
Región lateral	79
CARA VENTRAL	79
Región cervical	79
Región axilar	79
REGIÓN GLENOIDEA	80
Cavidad glenoidea	80
Cuello de la escápula	81
ESPINA	81
ESPINA s. s.	81
Lámina y bordes	81
PUENTE ESPINAL	82
Acromion	82
Faceta articular	82
REGIÓN CORACOIDEA	83
APÓFISIS CORACOIDES	83

FORAMEN CORACO-ESCAPULAR_____	83
Canal dorsal_____	83
Borde ventral_____	84
Canal ventral_____	84
Borde dorsal_____	84
MEDIDAS: Puntos osteométricos, definición_____	85
caras dorsal y ventral_____	86
Medidas_____	87

\*\*\*\*\*

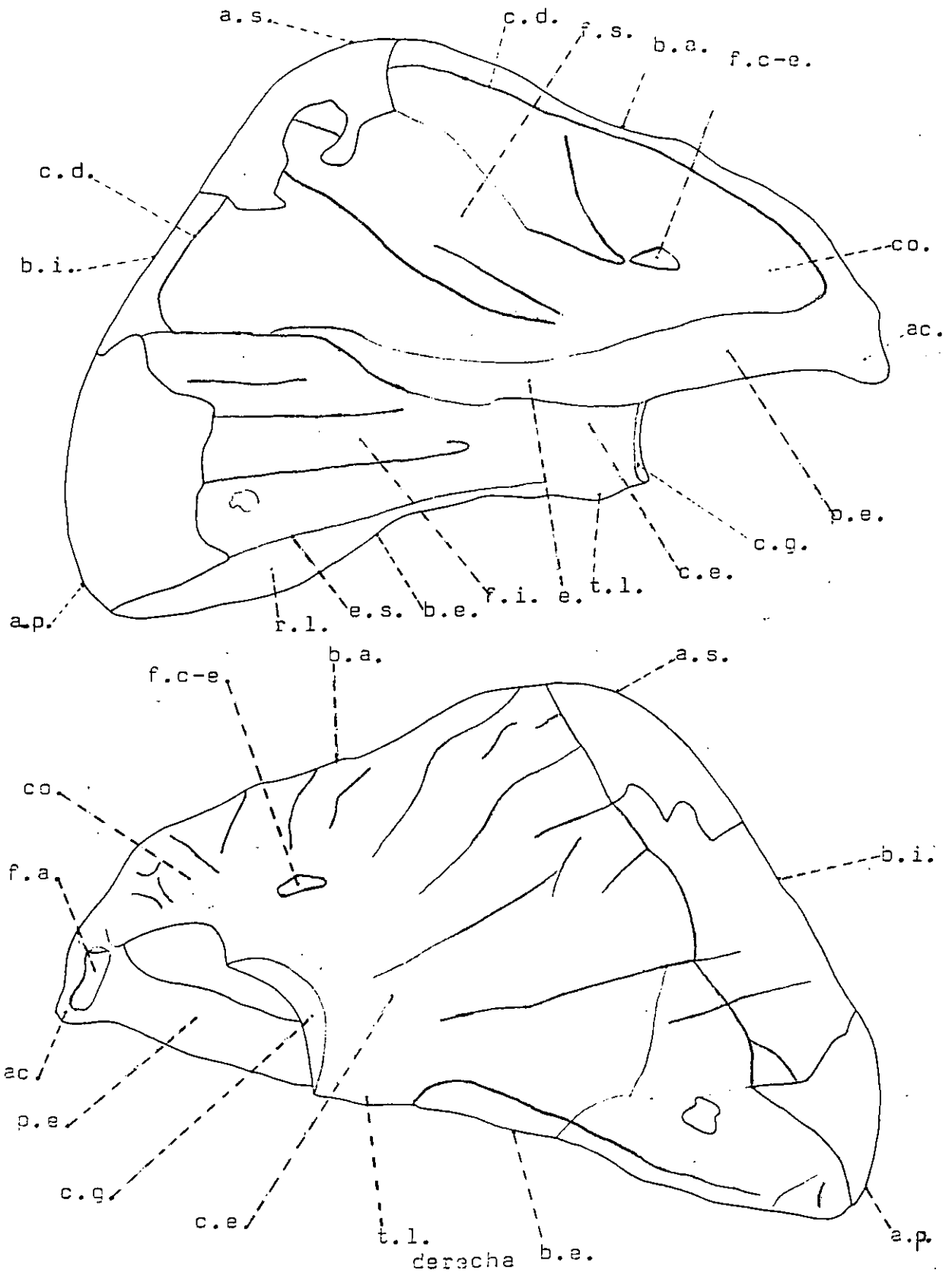
### ESCÁPULA - MATERIAL

- 1) 6, vitr. 25. *Scelidothorium bravardi*, montado. Dcha. Reconstruida en parte
- 2) Idem. Izq. Reconstruida en parte.
- 3) 7, vitr. 41. *Scelidothorium carlesi*, montado. Dcha. Reconstruida en su mayor parte.
- 4) Idem. Izq. Reconstruida en parte.
- 5) 10, vitr. 26. *Scelidodon capellinii*, montado. Dcha. Reconstruida en su mayor parte.
- 6) Idem. Izq. Reconstruida en parte.
- 7) 759, vitr. 3. Dcha, casi completa. Reconstruida.
- 8) 749, vitr. 3. Dcha, casi completa. Reconstruida.

ESCÁPULA - LEYENDA CARAS DORSAL Y VENTRAL

- ac. - acromion
- a.p. - ángulo posterior o inferior
- a.s. - ángulo superior
- b.a. - borde anterior o cervical
- b.e. - borde externo o axilar
- b.i. - borde interno o posterior
- co. - coracoides
- c.d. - cresta marginal dorsal
- c.e. - cuello de la escápula
- c.g. - cavidad glenoidea
- e. - espina
- e.s. - espina secundaria
- f.a. - faceta articular acromial
- f.c-e. - foramen coraco-escapular
- f.i. - fosa infraespinosa
- f.s. - fosa supraespinosa
- p.e. - puente espinal
- r.l. - región lateral
- t.l. - tubérculo lateral postglenoideo

ESCÁPULA - ACCIDENTES CARAS DORSAL Y VENTRAL





## ESCAPULA - DESCRIPCION BASICA

En la escápula de los esclidoterios se reconocen los tres elementos constitutivos típicos de los mamíferos superiores: escama o cuerpo, espina y apófisis coracoides. Presenta la cavidad glenoidea para la articulación del húmero y una faceta articular para la clavícula.

La nitidez de sus bordes excluye la posibilidad de que el hueso estuviese prolongado por cartílago en alguna parte, como ocurre en algunos mamíferos. Las características de la columna vertebral, con apófisis espinosas bastante salientes en las regiones cervical y dorsal, y los propios rasgos de la escápula, descartan igualmente la posibilidad de una conexión interescapular, como se presenta en ciertos mamíferos cavadores. Finalmente, el tamaño de la escápula tampoco es un carácter excepcional.

Así pues, los elementos constitutivos, y las conexiones óseas, musculares y vasculares, que de ellos pueden deducirse, son las normales en la escápula de los mamíferos. Sin embargo, la forma y el desarrollo relativo de estos elementos le confieren unos caracteres muy particulares, que hacen de esta escápula un ejemplo notable en el conjunto de los mamíferos.

Se describe en este hueso el cuerpo o escama; la espina; y la región coracoidea.

---

### CUERPO O ESCAMA

Es una lámina ósea, bastante delgada si se tiene en cuenta la tosquedad general del esqueleto de los esclidoterios. Es ligeramente alabeada en sentido perpendicular a la espina, con entrante supraespinoso dorsal y saliente infraespinoso, con sección en S poco pronunciada. En la cara ventral la forma alabeada es más acusada, porque la zona cóncava, correspondiente a la zona saliente infraespinosa dorsal, presenta una depresión a lo largo de la espina, que se añade a la concavidad ya existente.

La forma de la escama es trapezoidal, aunque la forma de la escápula es aproximadamente triangular. Tiene tres bordes bastante rectos, que forman dos ángulos redondeados, superior y posterior. En cuanto al límite anterior, se puede fijar en una línea que siga la constricción postglenoidea (cuello de la escápula) y el foramen coracoscápular hasta el borde anterior. El amplio desarrollo de la zona coracoidal hace que esta línea sea muy extensa, y da al cuerpo de la escápula contorno trapezoidal.

Se describen en la escama los bordes y los ángulos, la cara dorsal, la cara ventral, y la región glenoidea.

**BORDES Y ÁNGULOS.**- Como es usual al referirse a mamíferos de estación cuadrúpeda y con una escápula triangular, se considera un borde anterior o cervical, que forma un ángulo superior con el borde posterior o interno, el cual forma un ángulo inferior o posterior con el borde inferior, ventral o axilar. Cualquiera de estas denominaciones es válida si se aplica a uno de los elementos que se describen, pero si se van a comparar dos de ellos, es preferible utilizar los términos contrapuestos.

**Borde anterior o cervical.**- Presenta dos ligeras inflexiones, que dejan entre ellas una prominencia lateral hacia el límite de la escama con la región coracoidal. A todo lo largo de la parte dorsal del borde se extiende una cresta, que se continúa con el borde superior de la espina en el extremo anterior. Otra cresta semejante se extiende en el límite ventral del borde desde la prominencia lateral hasta la región angular, con lo que la escama adquiere en el borde una sección en T. En la región de la prominencia y hacia la zona anterior pueden existir varias crestas oblicuas, inclinadas unos 45° en sentido ventral-dorsal.

**Ángulo superior.**- Está redondeado regularmente. Se continúa en él la cresta dorsal del borde anterior, pero algo desplazada hacia el interior del cuerpo del omóplato, de modo que desde la cresta hasta el mismo borde angular se extiende una banda lisa, inclinada unos 60° en sentido externo-interno.

**Borde posterior o interno.**- Está formado por la continuación de esa banda lisa, cortada en bisel por la cara ventral en un reborde rugoso continuo, con una ligera inflexión en el

arranque de la espina. El reborde dorsal que delimita la banda está formado por dos ramas, supraespinosa e infraespinosa, que convergen elevándose para continuarse en la cresta inferior que delimita el borde de la espina. Se forma así un ensanchamiento de la banda marginal con vértice de lados curvos dirigido hacia el comienzo de la espina.

Ángulo inferior o posterior.- Es también redondeado, pero más agudo que el superior, y de estructura semejante a la del borde anterior y posterior.

Borde inferior, ventral o axilar.- Tiene forma de S. La parte saliente, que es la primera mitad a partir del ángulo inferior, es más delgada que los bordes anterior y posterior, también con dos rebordes, dorsal y ventral, y una estrecha banda rugosa entre ellos. Al terminar la parte convexa el borde se redondea. Este punto puede estar muy marcado, formando un saliente. En la parte cóncava puede prolongarse el reborde dorsal en forma de un saliente anguloso a lo largo del borde redondeado. Luego forma entrante, en una escotadura cuya curvatura se introduce por debajo de la espina secundaria, y va a terminar en el cuello de la escápula, detrás del tubérculo marginal postglenoideo, separado de él por una escotadura.

CARA DORSAL.- Está dividida por la espina en región supraespinosa, mayor y deprimida en norma dorsal, y región infraespinosa, menor y ligeramente abombada en norma dorsal.

Ambas zonas están recorridas por crestas en general muy bien marcadas, convergentes en abanico hacia la zona anterior, hacia un punto de intersección que estaría situado aproximadamente delante de la cavidad glenoidea, a nivel del acromion.

Región supraespinosa.- Se le puede denominar con propiedad fosa supraespinosa. Se señalan en ella hasta 5 ó 6 crestas, convergentes del modo que se ha indicado, de menor relieve en general que las de la región infraespinosa. Su disposición está sujeta a variaciones individuales, pero se puede decir que hay una siguiendo la base de la espina, dos o tres en la parte central de la escama, y una o dos que arrancan del ángulo superior y se dirigen hacia el foramen coraco-escapular.

El reborde exterior de la fosa es rugoso, y puede presentar espesamientos salientes. Con todo, la fosa supraespinosa es la parte del cuerpo escapular con relieve menos acusado.

Región infraespinosa.- Se halla dividida en dos zonas muy desiguales por una alta cresta, convergente con la espina y con las demás crestas radiales, que se extienden desde el ángulo inferior hasta el cuello de la escápula, cerca del borde exterior. Desde esta cresta marginal hasta la espina se extiende la fosa infraespinosa; y desde la cresta marginal hasta el borde, una reducida región lateral. Esta cresta marginal es la espina secundaria, que separa la fosa infraespinosa propiamente dicha del área destinada a la inserción del redondo mayor, y luego se continúa hasta el cuello de la escápula.

Fosa infraespinosa.- Es una depresión entre la espina y la cresta marginal, más acusada porque el borde de la espina hace saliente sobre ella, pero en realidad es una depresión relativa, porque la escama escapular está ahí abombada en sentido dorsal. Está recorrida por dos crestas radiales principales, más salientes que las de la fosa supraespinosa, y otras dos menos marcadas.

Región lateral.- Es la zona exterior a la espina secundaria. Consta de una parte ensanchada en su primera mitad, inclinada unos  $45^{\circ}$  entre la cresta marginal, alta y algo cóncava, y la parte convexa y baja del borde exterior. En esta parte ensanchada puede haber una o dos crestas, que son divergentes respecto a las demás, es decir, con su extremo distal en la espina secundaria y el extremo proximal hacia el borde de la escápula.

En la segunda mitad esta región se estrecha, se dispone perpendicularmente a la escama e invierte en el último tercio la inclinación, para continuarse con la cara ventral. Cerca del cuello de la escápula puede aparecer aún una corta zona lateral.

CARA VENTRAL.- Esta cara presenta dos regiones, que se pueden denominar región cervical y región axilar por su proximidad a estos bordes. Son convexa y cóncava respectivamente en norma ventral, separadas por una cresta que puede estar muy marcada en su parte media y posterior, y menos en la anterior. Esta cresta es aproximadamente paralela al borde cervical, y va desde el borde posterior hasta el cuello de la escápula, hacia la mitad de la cavidad glenoidea. Así, la región cervical es aproximadamente rectangular, (con un ángulo, el superior, muy redondeado); y la región axilar es aproximadamente trapezoidal, con un lado mucho menor en la parte proximal de la cara.

Toda la cara presenta varias crestas, también convergentes hacia un punto situado algo por delante de la cavidad glenoidea, pero más próximo a ésta que en el caso de las crestas dorsales. Además, las crestas que se originan en el borde posterior son aproximadamente rectas, como ocurre en la cara dorsal, pero las que se originan en el ángulo superior y en el borde axilar, son curvas, cóncavas hacia la parte interna del hueso, y también convergentes con las demás.

Queda así subdividida toda la cara en varias áreas relativamente cóncavas entre las crestas, alargadas, más anchas junto al borde posterior. Se pueden considerar constantes tres de estas áreas en la región cervical y otras tres en la región axilar.

El borde posterior es muy rugoso en la cara ventral. Las crestas son más numerosas y más salientes en la parte de la cara próxima al borde posterior.

Para completar la descripción de la cara, cabe señalar que en la región cervical la lámina ósea es convexa en la mayor parte de su extensión, pero se alabea hacia la región coracoidea, llegando a ser plana o ligeramente cóncava; y que la región axilar presenta dos depresiones más profundas, como dos fosas alargadas, que se corresponden con los dos salientes dorsales mayores, la espina del omóplato y la espina secundaria.

**REGIÓN GLENOIDEA.**- Corresponde al ángulo anterior de la escápula. Es la zona de articulación del húmero. Como es habitual en los mamíferos, se distinguen en ella la cavidad glenoidea y el cuello de la escápula.

**Cavidad glenoidea.**- Es totalmente articular, amplia, excavada regularmente. Su superficie es un ovoide esférico, con el eje mayor aproximadamente en la dirección de la escama escapular y el eje menor perpendicular, en dirección de la espina; el extremo más agudo está situado en la parte superior, es decir, en el extremo coracoidal.

Presenta un borde neto en toda la curvatura axilar. También es neto el borde en la curvatura opuesta, en el extremo coracoidal de la cavidad. Pero los bordes dorsal y ventral se redondean y toman aspecto rugoso, más acusado en el borde dorsal.

Cuello de la escápula.- La parte ensanchada del hueso que soporta la cavidad articular se estrecha pronto y se une a la escama por una constricción postglenoidea o cuello de la escápula, que sigue una línea aproximadamente paralela a la cavidad glenoidea: desde la escotadura glenoideo-coracoidal hasta el foramen coraco-escapular; se continúa hasta el comienzo de la espina y alcanza el borde axilar al final de la cresta marginal.

Hay que señalar en la región glenoidea un tubérculo prominente en el borde axilar; una extensa zona saliente, rugosa, junto al borde dorsal supraespinoso; y la existencia de varios pequeños orificios en la parte dorsal y ventral.

---

### ESPINA

Esta estructura se eleva dorsalmente como una lámina ósea en forma de S desde el borde posterior, prolongándose sobre la cavidad glenoidea en forma de un puente óseo recto que va a unirse con la región coracoidea. En la zona próxima a esta unión se forma un saliente, que es el acromion, truncado por una faceta articular para la clavícula.

Se describen, por tanto, la espina en sentido estricto, con la lámina y sus bordes; el puente espinal; y el acromion, con la faceta articular.

ESPINA s.s.- La primera concavidad de la S está dirigida hacia la fosa infraespinosa, sobre la que se inclina la cresta espinal, que aún no es muy elevada. En la zona de inflexión, la espina se eleva más y se ensancha su borde, diferenciándose las estructuras de la lámina ósea y su borde dorsal ensanchado. En la zona de inflexión se forma en el borde un amplio tubérculo, saliente sobre la fosa infraespinosa, y la lámina se va disponiendo verticalmente, para tomar esta posición al comienzo de la segunda concavidad, que mira hacia la fosa supraespinosa.

Por la parte anterior, la lámina se eleva del cuello de la escápula con el borde inclinado hacia atrás, elevándose y formando un ángulo o un arco de 90°, dirigiéndose entonces el borde anterior de la espina hacia adelante y hacia arriba, hasta un poco por delante de la cavidad glenoidea. Se forma así una escotadura anterior de la espina.

El borde dorsal está recorrido en toda su longitud por una cresta que se acentúa y se hace saliente hacia la fosa supraespinosa al alcanzar la lámina espinal la disposición vertical algo antes de la escotadura anterior. A este mismo nivel se forma también una cresta en el borde dorsal hacia la fosa infraespinosa. El borde toma por tanto una sección en T; más propiamente, es la espina la que toma sección en T, hasta que desaparece la lámina espinal poco después de sobrepasarse en sentido anterior la cavidad glenoidea.

PUENTE ESPINAL.- Al terminar la lámina, la espina se continúa en un puente óseo de sección ovalada, aplastada en sentido dorso-ventral, con la superficie ventral lisa y la superficie dorsal en forma de banda rugosa, continuación del borde dorsal de la espina.

Este puente espinal va a empalmar con la región coracoidea, ensanchándose simétricamente y engrosándose, primero. La parte ensanchada inferior se trunca enseguida y se forma así un saliente, que es el acromion. La parte ensanchada superior se continúa hasta empalmar con la región coracoidea. Hay, por lo tanto, una desviación del arco óseo hacia la parte superior.

Al unirse el puente espinal a la región coracoidea, su borde superior forma una inflexión en ángulo redondeado, que se continúa con la zona elevada de la región coracoidea primero, y seguidamente con el labio dorsal del borde anterior.

Acromion.- La zona ensanchada en sentido inferior del puente óseo al aproximarse a la región coracoidea, se trunca por una superficie curva, cuyo borde dorsal forma ángulo agudo con el borde inferior del puente. De este modo se forma una apófisis bien marcada, que es el acromion.

Faceta articular.- En la cara ventral del acromion, y ventro-lateral de la zona ensanchada del puente espinal se encuentra la faceta articular para la clavícula. Es una depresión poco profunda, con borde saliente bien marcado en todo su contorno.

Es alargada y regularmente curva, con los extremos redondeados. El lado interior es algo convexo, con lo que la faceta toma forma arriñonada. El lado exterior presenta un entrante hacia el extremo acromial.

---

## REGIÓN CORACOIDEA

Se puede considerar que este componente de la escápula mammaliana está delimitado en los escelidoterios por una línea que va desde la escotadura glenoideo-coracoidal hasta el foramen coraco-escapular, y por la línea más corta entre este foramen y el borde anterior. Se extiende como una lámina rectangular, continuación del cuerpo escapular, y su ángulo antero-externo se alabea y se eleva para empalmar con el puente espinal.

Se describen en ella la apófisis coracoides y el foramen coraco-escapular.

APÓFISIS CORACOIDES.- El ángulo antero-interno forma un amplio saliente, que es la apófisis coracoides propiamente dicha. La apófisis hace saliente desde el cuello de la escápula, que queda así como una escotadura glenoideo-coracoidal, y desde el borde del puente espinal por debajo de la terminación de la cara articular de la clavícula. Es un saliente alargado, curvado por el levantamiento del ángulo externo hacia el puente. Presenta variaciones en cuanto a su extensión, desde un tubérculo corto a una cresta alargada.

FORAMEN CORACO-ESCAPULAR.- En norma dorsal o ventral presenta forma de triángulo obtusángulo, con el vértice hacia el borde cervical y el lado mayor oblicuo respecto a la espina, convergente con ella hacia el acromion. Sin embargo, en el hueso no se da esta forma geométrica, ya que los bordes del foramen no están en un mismo plano.

En realidad el foramen, más que un orificio, es un canal que atraviesa el hueso de una a otra cara, es decir, que permite que a través de él pasen nervios y vasos de una a otra cara. Este canal es poco oblicuo al plano dorso-ventral del hueso, y presenta por lo tanto un borde dorsal y un borde ventral, límites respectivamente de los canales existentes en la cara ventral y dorsal del hueso. La dirección del canal viene a ser paralela al puente espinal.

Se describen estos canales y sus bordes.

Canal dorsal.- Es una depresión junto al cuello de la escápula, de superficie más lisa que la de su entorno. En esta superficie se pueden observar los surcos de las impresiones arteriales, que luego se ramifican por la cara.



Hay que notar que en la cara dorsal, junto al ángulo que forma el borde dorsal del foramen, hay una impresión arterial muy marcada, seguida de su ramificación.

Borde ventral.- Este borde, que aparece como el lado mayor del triángulo en norma dorsal, es rugoso y agudo hacia su centro, y liso y redondeado hacia ambos extremos.

En el ángulo proximal-glenoidal se forma bien el canal, porque el borde dorsal hace arco a nivel superior y se extiende luego hacia el cuello de la escápula, mientras el borde ventral se extiende hacia la región coracoidea en un plano inferior.

Canal ventral.- Este canal está muy señalado en la cara en la región coracoidea, con dos bordes paralelos, glenoidal y escapular. El borde glenoidal es continuación del borde ventral. El borde escapular se une al borde dorsal hacia el extremo del foramen. La superficie del canal es algo diferente de la de la cara, con más orificios.

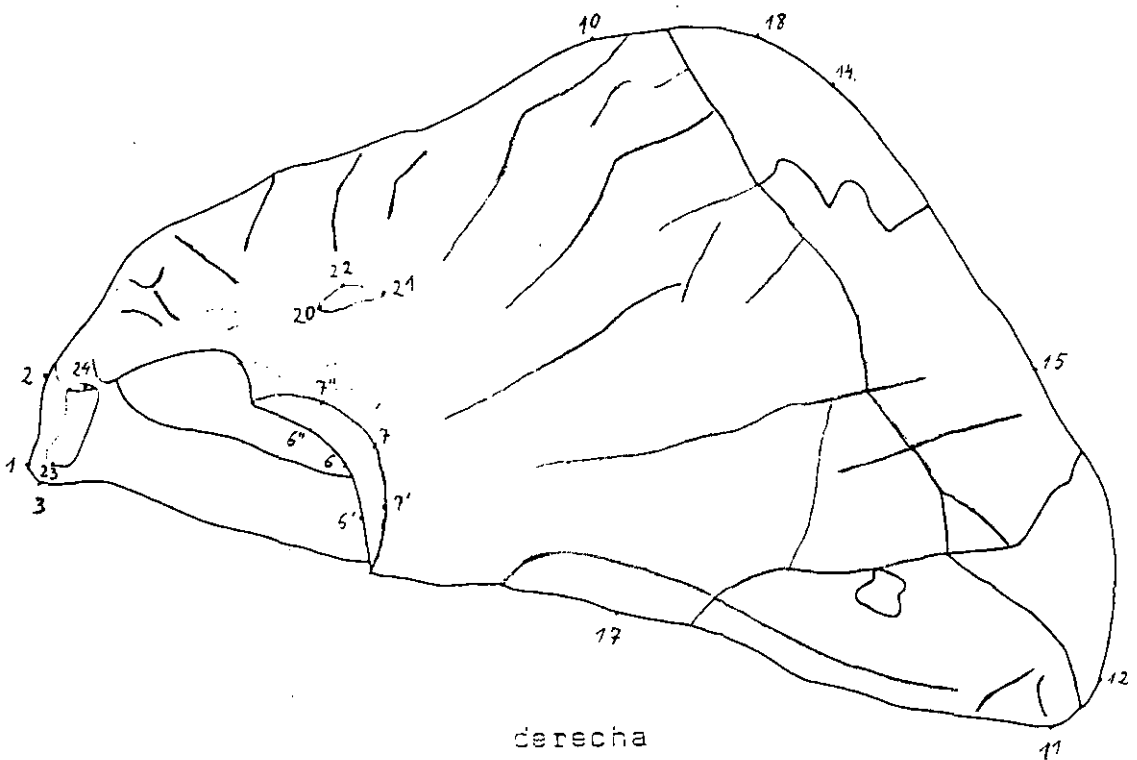
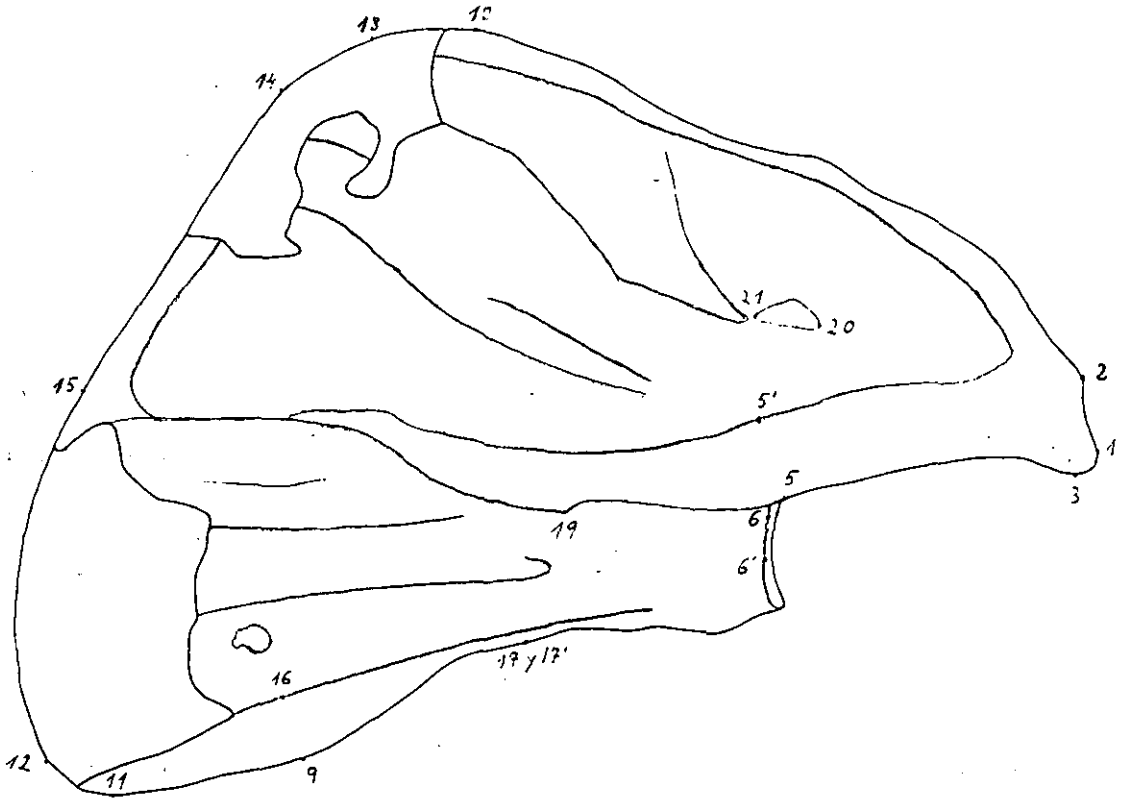
Junto al extremo distal-escapular del foramen, en la cara ventral de la escápula, se forma también un corto canal, continuado en el cuello de la escápula por un surco e impresiones arteriales ramificadas.

Borde dorsal.- Este borde es más extenso que el ventral porque no es recto, sino que forma un ángulo obtuso de lados aproximadamente iguales, con vértice hacia el borde cervical. Es muy neto en toda su longitud.

### ESCÁPULA - PUNTOS OSTEOMÉTRICOS

- 1.- Punto más saliente anterior del acromion.
- 2.- Punto más saliente anterior de la escápula. Está en el comienzo del puente espinal.
- 3.- Punto más saliente inferior del acromion.
- 4.- Extremo axilar de la cavidad glenoidea.
- 5.- Punto situado en el borde inferior del puente espinal, en la vertical sobre el borde de la cavidad glenoidea.
- 5'.- Punto situado en el borde superior del puente espinal, al mismo nivel que el punto 5.
- 6.- Punto medio del borde dorsal de la cavidad glenoidea.
- 6'.- Punto del borde dorsal de la cavidad glenoidea situado a  $1/4$  de la longitud total, en la parte axilar.
- 6''.- Punto del borde dorsal de la cavidad glenoidea situado a  $1/4$  de la longitud total, en la parte coracoidal.
- 7.- Punto medio del borde ventral de la cavidad glenoidea.
- 7'.- Punto del borde ventral de la cavidad glenoidea situado a  $1/4$  de la longitud total, en la parte axilar.
- 7''.- Punto del borde ventral de la cavidad glenoidea situado a  $1/4$  de la longitud total, en la parte coracoidal.
- 8.- Extremo coracoidal de la cavidad glenoidea.
- 9.- Punto más saliente axilar, en el área entre la espina secundaria y el borde axilar.
- 10.- Punto más saliente del borde craneal junto al ángulo superior.
- 11.- Punto más saliente del borde axilar junto al ángulo posterior.
- 12.- Punto más saliente del ángulo posterior.
- 13.- Punto central de la cavidad glenoidea.
- 14.- Punto más saliente del borde posterior junto al ángulo superior.
- 15.- Punto del borde posterior situado en la prolongación de la espina.
- 16.- Punto de la espina secundaria, al mismo nivel que el punto 9.
- 17 y 17'.- Puntos de máxima aproximación, prácticamente coincidentes en la vertical, del borde axilar y la espina secundaria. El 17 está en el borde, y el 17' en la espina.
- 18.- Punto más saliente del ángulo superior.
- 19.- Punto más saliente inferior del engrosamiento medio de la espina.
- 20.- Punto anterior del foramen coraco-escapular.
- 21.- Punto posterior del foramen coraco-escapular.
- 22.- Vértice del ángulo craneal del foramen coraco-escapular.
- 23.- Punto extremo de la espina secundaria.
- 24.- Extremo axilar de la faceta acromial.
- 25.- Extremo coracoidal de la faceta acromial.

ESCÁPULA - PUNTOS OSTEOMÉTRICOS. CARAS DORSAL Y VENTRAL



ESCÁPULA - MEDIDAS

Valores en milímetros, en las piezas indicadas al comienzo de cada columna, entre los puntos señalados al comienzo de cada fila.

piezas	759	<i>Scelidothorium carlesi</i>	<i>Scelidothorium bravardi</i>	<i>Scelidodon capellinii</i>
	d	d	i	d
puntos				
1-4		142	137	180
1-8		≈90	86	
1-12	≈483		446	563
1-14	≈394			
2-12	≈483			
4-8	94	96		107
4-8: longitud de la superficie articular				
	119	118		
4-10			254	
4-12	≈329			390
5-5'	35,5		37	
máxima anchura del puente espinal				
	38	36	41	≈42
anchura del puente en el tramo coracoidal, mínimo				
	36,5			
espesor del puente espinal, mínimo				
	14	9,5	9	24
máxima altura total del puente, en 7				
	133			
6-7	46			
6-7, entre bordes del hueso				
	58,5			
máxima anchura de la cavidad articular. Está aproximadamente en 6'-7'				
	53	56		
máx. anchura de la superficie articular. Está aproximadamente en 6'-7'				
	55	58		
6'-7', entre bordes del hueso:				
	54			
6"-7"	37			
6"-7", entre bordes del hueso				
	50			
6-15	314			
9-16	41			55

piezas	759	<i>Scelidothorium</i>	<i>Scelidothorium</i>	<i>Scelidodon</i>
		<i>carlesi</i>	<i>bravardi</i>	<i>capellinii</i>
	d	d	d	i
puntos				
10-11			347	
10-15	248			
espesor dorso-ventral del borde craneal, entre labios, en 10				
	23			
espesor dorso-ventral del borde craneal, mínimo (hacia su mitad)				
	10			
11-15	159			
espesor dorso-ventral del borde vertebral hacia su mitad				
	14			
17-18	≈276			
anchura de la espina en 19				
	26			
20-21	31			
anchura del foramen en 22				
	12,5			
24-25	42	39	39	
anchura máxima de la faceta acromial. Está en la parte coracoidal.				
	17	21	21	
espesor de la lámina escapular, mínimo (en la fosa supraespinosa)				
	≈4,5			

# HUMERO

## ÍNDICE

MATERIAL	91
FOTOGRAFÍAS: 726, normas anterior y posterior. Lám. VI	507
interna, externa,	
proximal y distal. Lám. VII	509
FIGURAS: accidentes, cara anterior	92
"    posterior	93
leyenda	94
DESCRIPCIÓN BÁSICA	95
EXTREMIDAD PROXIMAL	95
(Límites)	95
CABEZA ARTICULAR	96
Superficie articular	96
Cuello anatómico	96
SALIENTE INTERNO	97
SALIENTE EXTERNO	98
Áreas	98
Partes	98
CANAL BICIPITAL	99
DIÁFISIS	100
(Límites)	100
BORDE INTERNO	101
Tubérculo interno	101
BORDE EXTERNO	101
CARA ANTERIOR	102
Parte antero-externa	102
Parte interna	103
Canal oblicuo externo	103
CARA POSTERIOR	104
Crestas	104
Fosas	104
EXTREMIDAD DISTAL	105
CARA ANTERIOR	105
Parte central	105

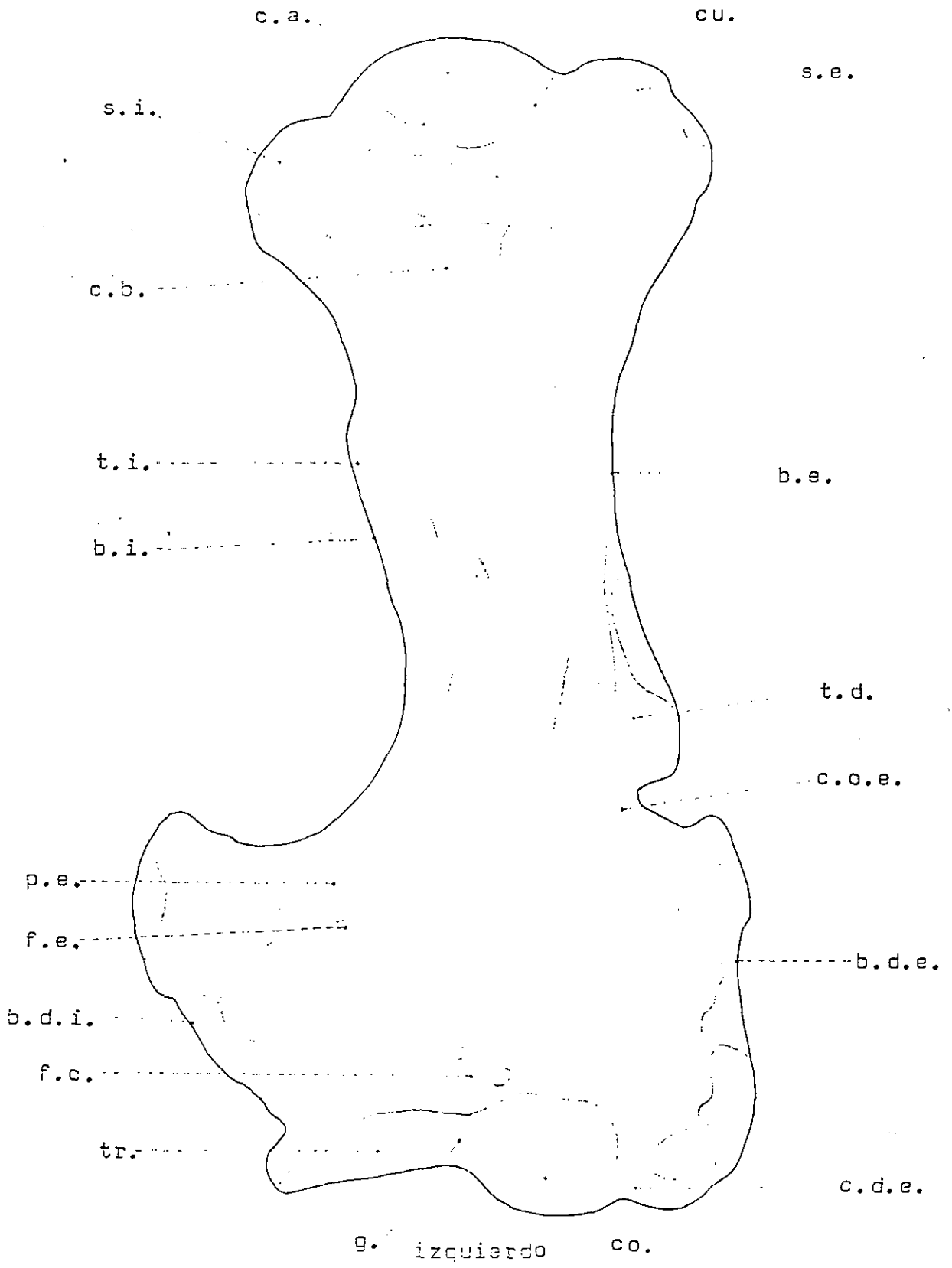
Parte interna	105
Zona proximal	106
Puente y canal entepicondilianos	106
Zona distal	106
Parte externa	107
Zona proximal	107
Zona distal	107
CARA POSTERIOR	108
Límites	108
Fosa olecraneana	109
Límites	109
Otros accidentes	110
Parte interna	110
Parte central	110
Parte distal	110
BORDE INTERNO	111
Tramo proximal	111
Tramo distal	111
Parte proximal	111
Parte central	112
Parte distal	112
BORDE EXTERNO	112
Tramo proximal	112
Tramo distal	112
Parte proximal	113
Parte media	113
Parte distal	113
Contorno	113
Zona de inserciones	114
SUPERFICIE ARTICULAR	115
Superficie de la tróclea	116
Garganta	117
Superficie del cóndilo	117
MEDIDAS: Puntos osteométricos, definición	118
cara anterior	120
cara posterior	121
Medidas	122

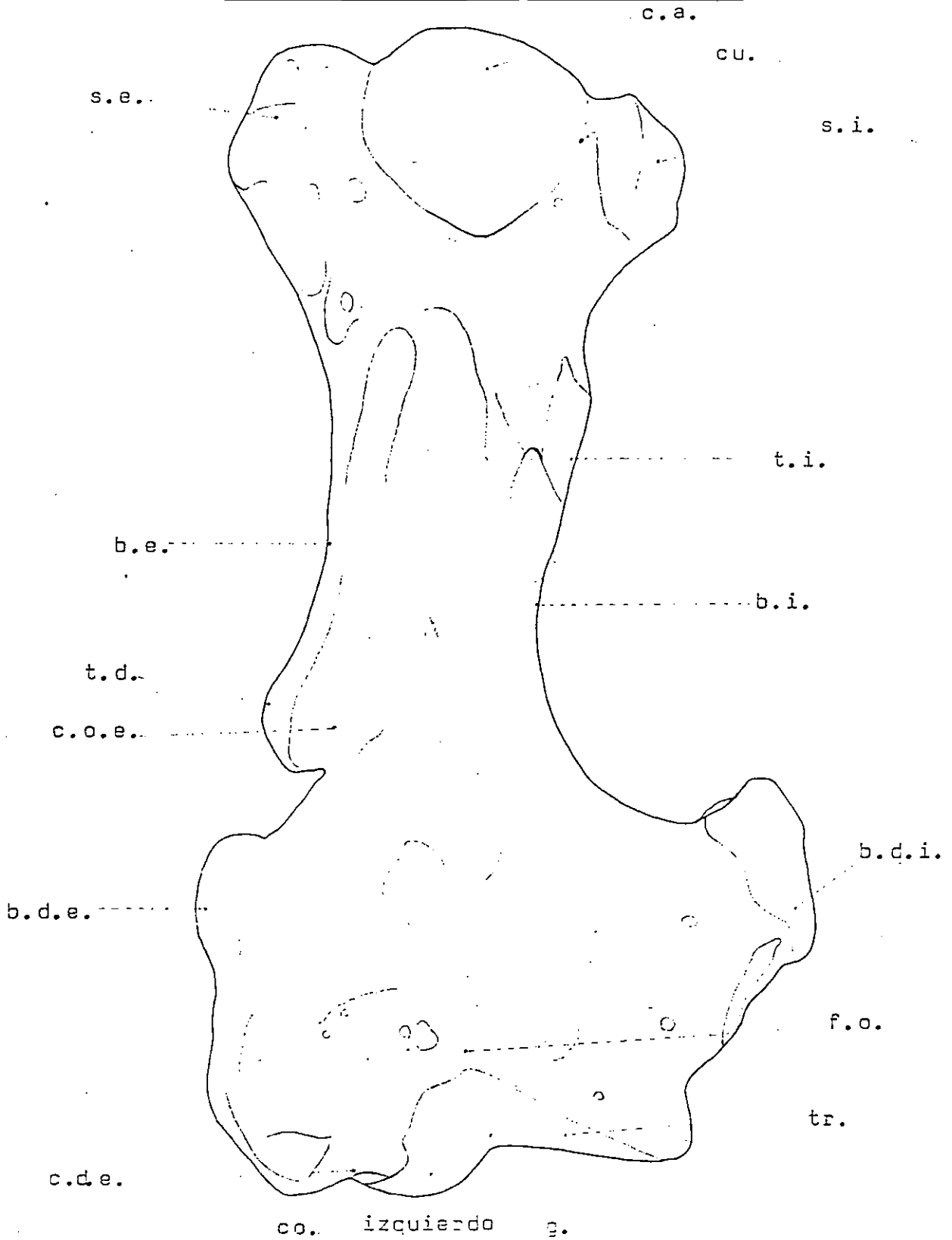
### HÚMERO - MATERIAL

- 1) 726, bandeja 77. Izq., completo. Excepcionalmente bien conservado.
- 2) 6, vitr. 25. *Scelidotherium bravardi*, montado. Dcho., casi completo, restaurado.
- 3) Idem. Izq., prácticamente completo.
- 4) 7, vitr. 41. *Scelidotherium carlesi*, montado. Dcho., completo.
- 5) Idem. Izq., completo.
- 6) 10, vitr. 26. *Scelidodon capellini*, montado. Dcho., restaurado. Se conservan unas tres cuartas partes.
- 7) 728, vitr. 1. *Scelidodon tarijensis*, montado. Izq., extremidad distal.
- 8) 750, vitr. 3. Izq., reconstruido. Se conserva, aproximadamente, la mitad externa.
- 9) 751, vitr. 3. Dcho., reconstruido. Falta la extremidad distal.
- 10) 566, vitr. 9. Izq., casi completo.
- 11) 475, vitr. 15. Izq., casi completo.
- 12) 434, vitr. 19. Dcho. Falta la parte anterior de la extremidad proximal y las partes laterales de la distal.
- 13) 421, vitr. 21. Izq. Falta la extremidad proximal y las partes laterales de la distal.
- 14) 422, vitr. 21. Dcho. Falta la extremidad proximal y la parte externa de la distal.
- 15) 464, vitr. 18. Izq. Parte distal de la diáfisis con parte de la extremidad distal.
- 16) 465, vitr. 18. Dcho., diáfisis.
- 17) 466, vitr. 19. Izq., diáfisis.
- 18) 467, vitr. 18. Izq., diáfisis.
- 19) 800, vitr. 18. Extremidad proximal y diáfisis.
- 20) 801, vitr. 18. Gran parte de la extremidad proximal y diáfisis.
- 21) 802, vitr. 18. Gran parte de la extremidad distal.
- 22) 803, vitr. 18. Dcho. Parte de la extremidad distal.
- 23) 804, vitr. 18. Izq. Mitad posterior de la extremidad proximal.
- 24) 11, vitr. 4. Izq., completo (joven).
- 25) 12-1, vitr. 2. Dcho., completo (joven).
- 26) 12-2, vitr. 2. Izq., completo (joven).
- 27) 12-3, vitr. 2. Izq. Diáfisis y extremidad distal (joven).
- 28) 12-4, vitr. 2. Izq. Diáfisis y extremidad distal (joven).
- 29) 805, vitr. 10. Izq., casi completo (joven).
- 30) 806, vitr. 10. Izq., casi completo (joven).
- 31) 807, vitr. 10. Dcho., completo (joven).



HÚMERO - ACCIDENTES. CARA ANTERIOR



HÚMERO - ACCIDENTES. CARA POSTERIOR

HÚMERO - LEYENDA CARAS ANTERIOR Y POSTERIOR

- b.d.e. - borde distal externo
- b.d.i. - borde distal interno
- b.e. - borde externo
- b.i. - borde interno
- c.a. - cabeza articular
- c.b. - canal bicipital
- c.d.e. - canal distal externo
- c.o.e. - canal oblicuo externo (canal de torsión)
- co. - cóndilo
- cu. - cuello anatómico
- f.c. - fosa coronoidea
- f.e. - foramen entepicondiliano
- f.o. - fosa olecraneana
- g. - garganta
- p.e. - puente entepicondiliano
- s.e. - saliente externo
- s.i. - saliente interno
- t.d. - tuberosidad deltoidea
- t.i. - tubérculo interno (tubérculo redondo)
- tr. - tróclea

## **HUMERO - DESCRIPCION BASICA**

El húmero de los esclidoterios es uno de los huesos más característicos de su esqueleto, y uno de los húmeros más notables entre los Mamíferos. De relieve muy acusado, con profusión de tubérculos, crestas, fosas y canales, conserva no obstante la constitución típica mammaliana. Articula con la escápula, cúbito y radio, huesos perfectamente desarrollados en los esclidoterios.

Se distinguen en él una voluminosa extremidad proximal; una corta diáfisis o cuerpo del húmero; y una extremidad distal muy ensanchada, que forma una amplia paleta humeral. Todo él está aplastado en sentido craneal-caudal, presentando dos amplias caras, anterior y posterior. Los lados interno y externo de la diáfisis y de la extremidad distal pueden ser descritos como bordes o como caras. Dado el aplastamiento general del hueso, parece más exacto hablar de bordes, aunque tengan zonas ensanchadas.

Se hace la descripción general básica del húmero sobre la pieza n° 726, que presenta un excepcional estado de integridad y de conservación.

---

### **EXTREMIDAD PROXIMAL**

Presenta bien patentes los elementos constitutivos típicos de esta parte del húmero: cabeza articular con el cuello anatómico, salientes externo e interno, y canal bicipital, estructuras que se van a describir. Se incluye como cuestión previa la delimitación de la extremidad proximal respecto de la diáfisis.

**Límites.-** No existe un cuello quirúrgico que separe claramente la extremidad proximal de la diáfisis, por lo que se ha de atender sobre todo a sus respectivas estructuras típicas, según la anatomía comparada, para establecer una delimitación más precisa. No obstante, se advierte una diferencia de estructuras que basta para hacer la diversificación en orden a su descripción.

Así se puede considerar que, sobre la cara anterior, la línea de separación de extremidad y diáfisis iría por una banda de poco relieve en el hueso por encima de la tuberosidad redonda, que corresponde a una constricción en el borde interno. En la cara posterior la línea de separación seguiría también una zona lisa perpendicular al eje del hueso inmediatamente por debajo de la cabeza articular y de los salientes interno y externo. Según esto, el plano de separación de extremidad y diáfisis, al unir ambas líneas, estaría inclinado en sentido proximal-posterior a distal-anterior.

**CABEZA ARTICULAR.**- Es una apófisis redondeada cuya superficie articular es un huso esférico de notable regularidad. Su eje polar casi está contenido en el plano medio del hueso en sentido antero-posterior. El borde interno de este huso es menos cóncavo que el externo, con lo cual los extremos, algo redondeados, aparecen inclinados hacia el lado interno en norma anterior y posterior.

El arco mayor, de extremo a extremo, es aproximadamente una semicircunferencia, y el arco máximo perpendicular a él es algo superior a un cuadrante. El plano que lo contiene está un poco inclinado en sentido posterior, formando un pequeño ángulo con el plano de aplastamiento del hueso. Por lo tanto, el extremo posterior del huso articular está algo más bajo que el extremo anterior, es decir, el eje del huso no es perpendicular al eje longitudinal del húmero, sino que está un poco inclinado en sentido proximal-anterior a distal-posterior.

**Superficie articular.**- Es muy perfecta. El borde interno, de curvatura cóncava mayor, es neto en toda su extensión, y presenta una zona, en el tercio posterior, en la que la concavidad disminuye o incluso pasa a ser convexidad, formándose una inflexión que no alcanza el extremo posterior.

El borde externo, menos cóncavo, también es neto, excepto en una zona del tercio posterior, en la que se difumina, y hace una inflexión, algo menos hacia el extremo que la del borde interno. Se forma a ese nivel una superficie algo rugosa, que hace entrante en la superficie articular.

**Cuello anatómico.**- Sólo está marcado por una constricción en la zona de separación con la cara posterior, aproximadamente en el tercio posterior del huso articular, en el borde interno y externo. Sobre el resto del borde externo se forma un canal entre la superficie articular

y el saliente externo. El borde de la superficie articular sigue el fondo del canal en un surco muy neto.

El lado externo del canal, sobre el saliente externo, se marca muy claramente por un reborde terminal de este saliente en toda su longitud, hasta el canal bicipital, punto que está situado a nivel del vértice anterior del huso articular.

En la zona correspondiente al saliente interno la estructura es idéntica, con la diferencia de que el borde de la superficie articular queda sobre el lado externo del canal sin alcanzar el fondo del surco. Además, este canal no se extiende a todo lo largo del borde interno, sino que aproximadamente la cuarta parte anterior corresponde al canal bicipital.

**SALIENTE INTERNO.**- Es un grueso tubérculo que se eleva y se separa del hueso a partir del borde interno de la diáfisis; de la cara posterior; y del canal interno del cuello anatómico de la cabeza articular. Se eleva en sentido proximal-lateral, y se extiende ensanchándose un poco en sentido anterior y más en sentido posterior.

Este saliente es truncado por una superficie rugosa, convexa, de contorno ovoidal alargado, con el extremo más ensanchado en posición anterior, que viene a formar un plano orientado en sentido proximal-lateral-posterior. Cuatro áreas se pueden distinguir en la superficie del saliente: anterior, posterior, central y lateral-externa.

El área anterior, la más extensa, ocupa más de un tercio de la longitud del saliente, que es además la parte más ensanchada. Su superficie es rugosa, y hacia el centro forma como arrugas paralelas.

El área posterior, en la quinta parte más posterior del saliente, que es la zona más estrecha, tiene forma de un cuadrilátero, con un ángulo agudo muy marcado formado por el límite con el área central y el borde lateral externo, y que hace saliente como un pequeño tubérculo; un ángulo menos marcado en el borde lateral-interno; dos lados rectos a partir de estos ángulos; y un lado curvo al final del saliente. La superficie de este área presenta finas estrías paralelas.

El área central viene a tener la misma longitud que el área anterior, separada de ésta por un resalte transversal. Es de forma trapezoidal, con lado mayor interno y lado menor externo, que no es completo por la existencia de la cuarta área que señalamos. Su superficie es rugosa, semejante a la del área anterior, pero sin arrugas paralelas.

El área lateral externa es la más pequeña, y ocupa el ángulo externo-anterior del área central.

El saliente interno no sobrepasa la altura del borde de la superficie articular, alcanzándolo sólo hacia su extremo anterior.

**SALIENTE EXTERNO.-** Es mucho mayor que el interno. Se eleva desde el borde externo en ángulo de unos  $30^{\circ}$  con el eje longitudinal, menor que el saliente interno, y se extiende siguiendo el huso articular a lo largo de su mitad anterior, terminando al borde del canal bicipital por delante y al mismo nivel del extremo anterior del huso.

También este saliente está truncado por una superficie rugosa de análogas características a las del saliente interno, en la que se distinguen también varias áreas. La línea de separación con la superficie externa del saliente se refuerza por un reborde en toda su longitud.

Cuatro son las áreas que se pueden diferenciar en la superficie proximal del saliente, separadas por tres crestas poco marcadas. Dos de estas áreas se sitúan en la parte posterior (áreas posterior-inferior y posterior-superior), una en la parte superior y otra en la anterior.

El área posterior-inferior tiene forma aproximadamente semicircular, con borde inferior en forma de arco continuo, separada del área posterior siguiente por una cresta casi recta, transversal en la parte más ancha del saliente. La orientación de este área es lateral-posterior.

El área posterior-superior, es de orientación lateral-posterior-superior. Ocupa la parte más ancha del saliente, y está separada del área superior por una cresta semejante a la anterior, oblicua en sentido postero-interno a antero-externo, con lo cual este área, comprendida entre las dos crestas y los bordes interno y externo del saliente, tiene forma trapezoidal.

El área superior, cóncava, tiene orientación externa-superior, y se continúa con la superficie del canal que separa el saliente de la cabeza articular.

El área anterior es una banda convexa con la que termina la ancha cresta que es el saliente sobre la cara anterior, hasta un nivel algo inferior al extremo del huso articular.

Se puede señalar aún un área inferior, a continuación del área anterior, y después de un estrechamiento del saliente. Este área se sitúa

ya sobre el canal bicipital. Su superficie es también rugosa, con finas estrías paralelas de la misma dirección que las del canal bicipital.

El saliente externo está separado de la cabeza articular por un canal, que es algo más ancho en sus extremos anterior y posterior. Por consiguiente, el saliente sobrepasa el nivel del borde de la superficie articular, que sigue el fondo de ese canal, y se eleva hasta casi la misma altura de la cabeza. La pared interna del saliente es rugosa, con varios orificios grandes hacia el extremo anterior.

Se distinguen en el saliente dos partes, aproximadamente de la misma extensión. La parte posterior, sobre el borde externo del hueso, es muy ensanchada, en forma de grueso tubérculo. Su superficie terminal, ovoidea, tiene el extremo ensanchado hacia atrás y hacia abajo, alcanzando hacia adelante y hacia arriba el punto más elevado del saliente. En esta superficie se sitúan las tres primeras áreas que se han descrito. Sobre la cara externa del saliente, cerca del extremo superior, en la continuación del borde externo del hueso, existe un área rugosa.

La parte anterior es mucho menos voluminosa, en forma de cresta estrechada hacia adelante y hacia abajo. Esta parte hace saliente de la diáfisis desde un nivel superior al del comienzo de la elevación de la mitad posterior.

CANAL BICIPITAL.- Es muy amplio, pero bien reconocible. Se halla entre los salientes interno y externo, en la parte interna de la cara anterior del hueso, ya que el saliente externo se extiende por delante hasta la mitad de la cara.

La estructura del hueso es muy característica en esta zona. Desde ambos salientes se dirigen hacia el fondo del canal líneas óseas divergentes. Las superiores de ambos lados se unen, formándose arcos óseos o incluso pequeños puentes óseos, por existir numerosos orificios en esta zona, algunos bastante grandes, que pueden comunicarse bajo las trabéculas óseas. Las líneas inferiores se marcan menos; se unen en ángulo o se cruzan hacia su extremo.

Sobre el saliente externo, en la parte superior del canal bicipital, existe un área rugosa redondeada bien delimitada, que se ha descrito como área inferior en el saliente externo.

---



## DIÁFISIS

Es relativamente corta, por el notable desarrollo de la extremidad proximal y, más aún, de la extremidad distal. Como se ha explicado anteriormente, se consideran en ella dos caras, anterior y posterior, y dos bordes, interno y externo.

Se describen primero los bordes y después las caras. Antes, como cuestión previa, se definen los límites de la diáfisis.

Límites.- Se ha señalado anteriormente el límite de separación de la extremidad proximal y la diáfisis.

El límite distal se marca de una manera natural, en una primera observación, por el gran ensanchamiento del hueso en el extremo distal, con lo que se cumple el concepto clásico de epífisis y diáfisis en los huesos largos. Ahora bien, este ensanchamiento afecta en realidad a la parte distal de la diáfisis y a la propia extremidad distal, tal como suelen considerarse estos términos en la anatomía comparada de esta región en los mamíferos, y tal como suele suceder cuando se forma una amplia paleta humeral, en lo que los escelidoterios son uno de los casos más notables en los mamíferos. No obstante, para la descripción se va a considerar "extremidad distal" del hueso todo el ensanchamiento distal.

Según este criterio descriptivo, la separación entre la diáfisis y la extremidad distal sigue el fondo del profundo canal que cruza oblicuamente desde la cara posterior hasta algo más de la mitad de la cara anterior por el lado externo del hueso, que es el canal de torsión del húmero. Por el lado interno sigue también un corto canal oblicuo en sentido proximal-interno a distal-externo entre el comienzo del puente óseo entepicondiliano y la cresta interna del amplio saliente sobre la cara anterior. Los extremos distales de ambos canales se aproximan en una zona cóncava que sigue al saliente anterior.

La prolongación proximal del canal lateral interno alcanza el borde en la zona en la que comienza a hacer saliente la extremidad distal. A partir de este punto, la separación diáfisis-extremidad distal sigue una línea transversal por la cara posterior hasta el comienzo del canal oblicuo externo. De esta forma, la separación entre ambas partes corresponde a un estrechamiento del hueso, que no sigue un plano transversal

perpendicular al eje del hueso, sino un plano oblicuo en sentido proximal-posterior a distal-anterior.

**BORDE INTERNO.-** Está poco marcado en el cuello, en el que es redondeado, y luego se va estrechando. En su parte proximal forma un arco cóncavo hasta alcanzar el extremo proximal de un tubérculo, alargado en sentido proximal-distal, que ocupa aproximadamente la mitad central del borde. Se describirá como tubérculo interno.

A partir del extremo distal del tubérculo, el borde forma otro arco cóncavo, y se separa del eje del hueso hacia la extremidad distal.

Desde el cuello hasta la extremidad distal, el borde interno supone aproximadamente la cuarta parte de la longitud total del hueso.

**Tubérculo interno.-** Es poco saliente, pero bien diferenciado, porque su superficie terminal, rugosa, presenta un reborde en casi todo su contorno. En esta superficie se distinguen netamente dos áreas, proximal y distal, aproximadamente iguales. Ambas están orientadas en sentido lateral-posterior, bien visibles en esta norma. Para hacer la descripción las consideramos pertenecientes al borde, no a la cara.

**Área proximal.-** Es alargada en sentido del eje del hueso, de forma elipsoidal, con superficie rugosa de estrías longitudinales. Presenta un reborde en todo su contorno.

**Área distal.-** Es también alargada. Presenta contorno ovoidal, con la mitad proximal más estrecha. No se sitúa a continuación del área proximal, sino que su mitad más estrechada es contigua al área proximal, hacia la cara posterior, y la mitad más ensanchada sí se sitúa a continuación del área proximal. Por lo tanto, este área está inclinada respecto al eje del hueso en sentido distal a proximal-posterior. En la parte en que son contiguas ambas áreas, sus rebordes forman un canal de separación entre ellas.

Su superficie es también rugosa, pero las estrías son transversales.

**BORDE EXTERNO.-** Todo él forma un amplio arco, cóncavo hacia el lado externo. Está muy ensanchado sobre el saliente externo de la extremidad proximal, en el que no se marca el cuello. Luego se estrecha y continúa hasta la inflexión de la concavidad, que es la zona

en que comienza a destacarse el saliente externo de la extremidad distal. Es una zona muy lisa del borde.

Luego el borde alcanza una cresta que se origina en la cara posterior y se dirige oblicuamente hacia el borde externo. Esta cresta constituye el borde al alcanzarlo, dirigiéndose algo hacia afuera, y luego curvándose hacia adelante y hacia adentro, formando la parte proximal del canal oblicuo externo. Se puede considerar que el borde termina en el punto externo más saliente de esta cresta.

CARA ANTERIOR.- Es convexa desde los bordes en sentido transversal. En sentido longitudinal, la mayor parte de la cara es cóncava. En efecto, la cara presenta una extensa prominencia en arco en su parte distal, lo cual, unido al ensanchamiento de la extremidad proximal, hace que cualquier sección longitudinal de la cara resulte cóncava hasta la prominencia distal. No obstante, según los límites que se han considerado, queda aún una parte de la cara hasta el fondo de los canales oblicuos externo e interno.

Describiremos en la cara la parte antero-externa; la parte interna; y el canal oblicuo externo.

Parte antero-externa.- Presenta varias crestas longitudinales, algo oblicuas hacia el lado interno en sentido proximal-distal, y termina en un extenso saliente anterior. El borde distal del saliente, en forma de cresta en arco, es también el borde proximal del canal oblicuo externo. Este saliente es el tubérculo deltoideo.

Se diferencian bien cuatro crestas longitudinales. La primera cresta forma el límite proximal del canal oblicuo interno al final de la cara. Se origina frente a la mitad de la tuberosidad hacia el extremo distal. Existe una línea rugosa que se dirige desde el comienzo de esta cresta hacia la extremidad proximal en la continuación del canal bicipital, inclinándose hacia su lado externo.

La segunda cresta se eleva mucho en su extremo distal, quedando una fosa alargada entre la primera y segunda cresta, y otra fosa semejante, pero más estrecha, entre la segunda y tercera. En el resto de su extensión, la segunda cresta se marca poco, en forma de un ligero saliente muy redondeado, pero reconocible hasta un nivel muy alto, prácticamente desde el comienzo de la cara.

La tercera cresta es fina, bien marcada. La cuarta cresta se señala poco. Ambas se extienden desde una zona muy lisa de la cara y del borde externo. Se puede señalar todavía una quinta cresta, más bien como un reborde de la cresta que forma el borde externo.

Parte interna.- Entre la primera cresta que se ha descrito y el borde interno, la cara anterior, de orientación casi lateral, presenta una superficie finamente rugosa, especialmente en su parte proximal. Entre el comienzo de la cresta y el centro del saliente lateral existe un reborde transversal que marca la discontinuidad entre la superficie proximal, lisa, y la distal, rugosa y un poco excavada en el hueso. Se la puede denominar área rugosa distal.

Otra área rugosa proximal, semejante a la distal, pero más pequeña, se marca en la parte proximal interna de la cara, en el cuello y en el saliente interno. Forma una ligera depresión cuyo borde, en forma de arco, hace entrante en la cara anterior desde el extremo postero-inferior del saliente interno y desde el comienzo del borde del tubérculo lateral interno, haciendo su máximo entrante en el cuello.

Canal oblicuo externo.- En norma distal-anterior se aprecia perfectamente esta estructura, en cuyo fondo, a efectos de la descripción, se ha situado la separación entre diáfisis y extremidad distal.

El canal es oblicuo en sentido proximal-lateral a distal-central. Visto en esa norma comienza en el plano frontal del hueso, en su borde externo, y se aleja de él en sentido anterior y en sentido distal hasta el plano central. Es más cerrado en su comienzo proximal, aproximadamente en sección semicircular; y se abre y se extiende hacia la extremidad distal. La superficie del canal en la parte que hemos considerado de la cara anterior es bastante lisa.

Ahora bien, el canal se continúa por la cara posterior. En norma proximal-posterior se destaca perfectamente. Su dirección es proximal-posterior-central a distal-frontal-externa, con sección de semicírculo o incluso más cerrado en el borde externo. Su comienzo en la cara posterior es mucho menos extenso y más cerrado que su expansión hacia la extremidad distal.

Por lo tanto, hay dos tramos, posterior-proximal y anterior-distal en esta estructura que en la descripción se viene denominando

"canal oblicuo externo", y que corresponde al canal de torsión del húmero, situado en los escleróticos en posición bastante distal. Ambos tramos forman un codo neto de menos de  $120^\circ$ , con ángulo redondeado en el plano frontal del hueso.

CARA POSTERIOR.- Según los límites que se han considerado, se distinguen en esta cara varias crestas longitudinales y fosas entre ellas.

A partir del cuello, por debajo del saliente posterior de la cabeza, se originan dos crestas divergentes oblicuas hacia los bordes de la cara. Una se dirige hacia el borde interno; entre ella y el borde queda una parte de la cara de orientación posterior-lateral interna.

La otra cresta se dirige hacia el borde externo. También queda una parte de la cara entre la cresta y el borde, menos extensa que la parte interna; tiene orientación posterior-lateral externa. Se van a denominar estas crestas "interna" y "externa", y "cresta media" otra que existe entre ellas.

Cresta interna.- Es una cresta gruesa, redondeada, de superficie bastante lisa, más prominente en su parte proximal. Tiene forma de S alargada, y va a unirse con el borde interno siguiendo el borde de la superficie interior del tubérculo lateral. Al final la cresta se bifurca en dos ramas: la que alcanza el borde interno y otra, que se dirige hasta el centro de la cara.

Cresta externa.- Tiene forma claramente de S, más alargada que la cresta interna, y con inflexiones inversas a las de ésta. Al comienzo es redondeada, y luego se estrecha y se hace más saliente, constituyendo el borde externo del hueso, como hemos dicho anteriormente.

Cresta media.- Cerca del comienzo de la cresta externa se destaca de ella otra cresta, que la sigue paralelamente y luego se dirige hacia el centro de la cara, hasta encontrarse con la rama terminal de la cresta interna que se dirige a esta zona.

Fosas.- Entre la cresta media y la interna queda una amplia fosa en el centro de la cara, de superficie finamente reticulada, que ocupa los dos tercios proximales de la cara.

Entre la cresta externa y la media queda otra fosa de análogas características. Tiene un extremo proximal en ángulo inclinado hacia el

centro del hueso; luego se abre hacia la parte distal, ensanchándose por ser divergentes ambas crestas.

A continuación de estas fosas la cara es convexa, y su parte externa da origen al canal oblicuo externo, que se ha descrito en la cara anterior. Transversalmente al eje del hueso, desde el borde externo hacia la cara, existe un escalón rugoso que marca el comienzo del canal desde la continuación de la fosa externa.

---

### EXTREMIDAD DISTAL

Los esclidoterios presentan una paleta humeral muy ensanchada y aplastada. Estructuralmente parece como si la diáfisis continuase hasta terminar en la superficie articular distal, y a este cuerpo óseo se hubiesen añadido dos piezas laterales: un saliente interno en forma de triángulo, con la base proximal y el vértice distal, más saliente por tanto proximalmente del cuerpo del hueso; y un saliente externo en forma de banda añadida al hueso, muy engrosado en la parte distal en sentido antero-posterior. Como accidente más notable destaca un amplio puente óseo y canal entepicondiliano en el saliente interno.

Se describen en la extremidad distal las dos caras, anterior y posterior; los dos bordes, interno y externo; y la superficie articular.

CARA ANTERIOR.- Se distingue en ella una parte central, y las dos partes laterales en los salientes interno y externo.

Parte central.- Es marcadamente convexa en su parte proximal, aplanándose en su parte distal hacia el cóndilo y la tróclea. En la zona central, inmediatamente antes del borde articular, se forma una pequeña fosa con dos orificios.

La superficie de esta parte es lisa.

Parte interna.- La cara presenta el notable accidente que es el puente óseo y foramen entepicondiliano, al que se va a llamar "canal", dada su amplitud.

Toda esta parte de la cara es de superficie bastante lisa, que se va haciendo algo irregular hacia el borde interno, aunque se advierte bien la diferencia entre la cara y las zonas rugosas de inserciones musculares en el borde y sus proximidades.

Zona proximal.- En la parte ensanchada que sirve de origen al puente, la cara se continúa hasta el borde en el tercio superior, bajando un poco a lo largo de él.

En la parte inferior hay una superficie de inserción muscular, hacia la cara, y haciendo entrante en ella hacia arriba. El límite inferior es redondeado y está en la continuación del borde distal del puente. Cerca de la parte superior de esta superficie hay un saliente, hacia el centro por tanto de esta zona terminal del puente. La cara se levanta para alcanzar el borde de este saliente, y se marca especialmente una depresión entre el saliente y la prolongación distal del puente.

Esta parte proximal del saliente interno parece que forma una unidad estructural con el puente óseo, constituyendo su base. El extremo distal de esta base es redondeado, y está bordeado por una depresión en forma de canal oblicuo desde el borde a la cara, y en sentido proximal-distal. La superficie de este canal, aunque irregular, es continuación de la de la cara.

El borde distal del canal lo forma otra superficie rugosa que se extiende en posición lateral, y que en su parte distal hace un entrante en la cara, formándose un pequeño saliente.

Puente y canal entepicondilianos.- El puente óseo une el final de la cara anterior de la diáfisis con la parte proximal del saliente interno en su cara anterior. Tiene forma de tirante óseo recto, un poco torcido sobre su eje, de superficie lisa.

El borde distal es prácticamente recto. El borde proximal es un poco cóncavo en la zona de la luz del puente; pero aumenta su curvatura hacia ambos extremos, terminando hacia el saliente interno en una cresta rugosa. Hacia la diáfisis termina en otra cresta, redondeada, que marca el límite anterior del canal que sirve de entrada al puente, con la cresta del borde interno de la extremidad como límite posterior. La cara, en la entrada del canal, tiene orientación casi lateral interna.

La dirección del canal es algo divergente del eje del hueso en sentido distal. El canal se ahonda y se señala mejor bajo el puente, por ser sus paredes convergentes en una línea en el fondo, que tiene su máxima profundidad bajo el borde distal del puente.

Zona distal.- Hacia la parte interna la cara anterior es lisa, continuándose con la posterior por una zona del borde distal lisa y redondeada.

En las proximidades del borde articular se distingue la depresión central que hemos señalado anteriormente. A continuación, hacia adentro, hay una zona saliente lisa que alcanza el borde articular, el cual es recto al comienzo de esta zona, pero se va redondeando y simultáneamente la zona final de la cara se va haciendo algo rugosa. Finalmente, el borde articular se ensancha mucho y la cara, hacia el extremo interno, forma una pequeña fosa.

Parte externa.- En toda esta parte, la cara anterior forma una amplia fosa. La superficie de esta fosa, lisa junto a la zona central, se va haciendo rugosa, siendo reticulada hacia el borde externo. El cambio es gradual en su mayor parte, sin que se puedan señalar líneas de discontinuidad entre áreas diversas. No obstante, en la parte central-lateral, junto al borde, se distingue un área ovalada, con la extremidad más estrecha proximal, limitada por un fino reborde en su lado interno.

Zona proximal.-El borde proximal de esta amplia fosa es un saliente alargado, como una cresta redondeada, que se extiende desde el canal oblicuo externo hasta el ángulo proximal externo de la extremidad. Entre esta cresta y el borde proximal queda una depresión alargada, oblicua al eje del hueso en sentido inverso al del canal, es decir, proximal-interno a distal-externo. El límite externo de esta depresión lo forma el borde externo, en el comienzo proximal.

A continuación el límite es una pequeña cresta, muy aguda, que se levanta desde el borde y se dirige hacia la cara. Cruza oblicuamente la cresta redondeada, formando sobre ella un saliente muy marcado, y se continúa por el primer tercio de la cara, aproximadamente paralela al eje del hueso. Por la presencia de esta cresta se forman dos depresiones en esta zona proximal de la cara: una, interna; y otra, externa, hacia el ángulo externo, más señalada por ser muy saliente el reborde lateral.

Existe otra cresta, muy pequeña, paralela e interior a ésta, sobre la cresta redondeada.

Zona distal.- Se puede señalar una depresión distal antes de la elevación del borde articular del cóndilo, con algunos orificios.

En la descripción, se considera como terminación distal de la cara una línea ligeramente saliente que separa dos superficies de diferente aspecto, la cual va desde el borde externo del hueso. No es totalmente transversal al eje del hueso, sino algo inclinada en sentido



externo-proximal, de modo que la cara hace entrante distal junto al borde articular. La terminación externa de la cara es el reborde anterior del borde externo, que se describirá luego.

CARA POSTERIOR.- Es amplia, bien delimitada en casi todo su contorno.

Presenta diversas ondulaciones, pero todas con poco relieve. Su único accidente notable, la fosa olecraneana, es muy abierta.

Se describen en la cara posterior sus límites; la fosa olecraneana; y otros accidentes.

Límites.- El límite proximal externo es el reborde posterior de la cresta que forma la pared distal del canal oblicuo externo.

El límite proximal interno lo forma el borde interno desde el comienzo de la extremidad hasta el saliente interno. El borde se marca en más de la mitad de su longitud por una fina cresta, y luego se abre en abanico.

Entre los extremos proximales de estos dos límites oblicuos, un corto segmento transversal sería el límite proximal de la cara; es donde se ha situado la separación entre diáfisis y extremidad distal.

El límite lateral interno lo forma, en su primer tercio, el comienzo de la extensa zona rugosa proximal del saliente sobre el borde interno. El límite entre la cara y la zona rugosa no es neto, formándose entrantes e islotes de una superficie en la otra.

En su segundo tercio, el límite lateral se señala muy bien, por ser saliente sobre la cara el borde de la superficie rugosa central del saliente, formándose incluso una pequeña fosa antes de él.

En el tercio final, la cara posterior se continúa con la anterior en la parte distal, redondeada y lisa, del borde interno.

El límite lateral externo es el reborde posterior del borde externo en ese tramo. Hasta algo más de la mitad de su longitud es una cresta muy bien definida, que forma arco continuo con el límite proximal externo. Este arco termina en un pequeño saliente del reborde, que hace entrante en la cara.

La segunda parte del límite lateral hace también un arco en la prolongación de la cavidad olecraneana, hasta el vértice lateral-distal de la cara.

El límite distal, a partir del vértice lateral-distal de la cara, lo marca el reborde del saliente externo en la zona en que hace entrante en la cara, como se describirá más adelante.

Luego la cara posterior forma un canal entre el saliente externo y el borde articular del cóndilo; este canal se continúa hasta la cara anterior. Un cambio en el aspecto de la superficie separa la cara posterior de la superficie distal del canal.

A continuación, y hasta el vértice distal interno de la cara, el límite distal lo forma el borde articular.

Fosa olecraneana.- En su parte distal, la cara presenta una amplia fosa olecraneana, que tiene su máxima profundidad antes del entrante que hace en la cara la superficie articular.

Aunque no tiene un contorno neto, su forma es aproximadamente elipsoidal. Es alargada en sentido transversal al eje del hueso, algo oblicua respecto a éste, según la línea que une la superficie rugosa proximal del borde interno. Existen en ella varios orificios, algunos de diámetro mediano, y otros pequeños, más numerosos.

La fosa es muy abierta, y se continúa insensiblemente en varias partes de su contorno con el resto de la cara, que es también cóncava en toda su zona circundante, y en la mayor parte de su extensión en general. No obstante, se pueden señalar los límites entre la fosa y la cara por algunos accidentes y por el cambio de aspecto de sus superficies respectivas.

Límites.- El límite distal, en su parte central, lo forma una cresta redondeada, muy próxima al borde articular, en la dirección del eje mayor de la fosa.

A partir del entrante de la superficie articular, y hacia el borde externo, la cresta se continúa por la primera mitad del canal terminal externo de la cara, y alcanza con muy poco relieve el vértice del entrante del borde externo en la cara, haciendo un pequeño arco.

Hacia el lado interno, esta cresta terminal se ensancha. Luego existe un saliente terminal en la cara hasta el entrante que hace en ella el borde de la tróclea. Este saliente convexo es la zona de inflexión en la superficie de la cara, y constituye el límite de toda la parte cóncava. Se le puede considerar límite distal interno de la fosa olecraneana.

El límite proximal se señala bien hacia el saliente externo, por ser más brusco el ahondamiento de la fosa y quedar saliente el borde de

inflexión cerca de límite externo. Hacia la parte interna, el límite entre fosa y cara se puede advertir por el cambio de aspecto de las superficies respectivas: finamente reticulada en la cara, y más lisa en la fosa.

Los límites laterales son menos claros. Entre el borde externo entrante distalmente en la cara y la zona saliente entre la cara y la fosa se forma como un canal alargado hasta el borde externo. El límite externo de la fosa iría, aproximadamente, por la línea que une los puntos de más relieve de ambas estructuras.

Hacia el lado interno no hay diferencia estructural entre cara y fosa. El límite interno sería un arco, cóncavo hacia la fosa, entre los extremos internos de los límites proximal y distal.

Otros accidentes.- La cara posterior presenta otros accidentes, poco importantes, que se describen según su situación en la cara.

Parte interna.- Hacia el lado interno, la cara presenta un saliente convexo, como un amplio borde redondeado. Es una protuberancia con su máxima altura a nivel de los vértices proximales de ambos salientes laterales. Su superficie, de finas líneas reticuladas, presenta algunos pequeños salientes.

Entre esta protuberancia y la elevación de la cara hacia la tróclea queda también un canal, más amplio y menos marcado que en el saliente externo, en la misma dirección del eje mayor de la fosa olecraneana.

Parte central.- En la parte central, un poco desplazada hacia el lado externo, existe una pequeña fosa, limitada en su parte proximal por una cresta en arco cóncavo hacia la fosa olecraneana, con la cual se continúa.

Contigua a ella existe otra fosa, alargada en sentido del eje del hueso, en posición central y más proximal, de modo que la rama interna de la cresta en arco es límite entre ambas.

Parte distal.- En la zona interna existe una fosa pequeña, profunda, a lo largo del saliente terminal de la cara hacia la parte más elevada de la tróclea. Esta fosita alargada queda algo separada del borde articular, como se describirá más adelante. A continuación, hacia el borde interno, sigue una zona saliente del hueso, y luego otra pequeña fosa, algo más amplia y menos profunda, inmediatamente antes del borde articular. El

borde articular es saliente hasta el borde interno, por lo cual la zona distal de la cara es cóncava antes de él.

Todavía se advierte otra elevación de la cara hacia el borde interno, en la zona entre las dos superficies rugosas del borde. Distalmente a ella y antes del borde interno, saliente sobre la cara en la superficie rugosa central del borde, se forma otra fosa poco profunda, con varios orificios.

**BORDE INTERNO.-** Presenta dos tramos muy diferentes, uno proximal y otro distal.

**Tramo proximal.-** Desde el comienzo de la extremidad hasta el vértice proximal del saliente interno, el borde forma un arco cóncavo, tangente a la dirección del eje del hueso en su comienzo. Luego se va separando a medida que se ensancha la extremidad, y en su última parte alcanza el vértice interno elevándose en dirección proximal, después de haber rebasado los 90° de curvatura.

Desde su comienzo sigue una línea saliente, que forma una neta cresta a lo largo de la entrada del canal entepicondiliano. En su tercio final esta cresta se abre en abanico.

El límite lateral del tramo proximal lo forman dos crestas muy marcadas que se unen en ángulo agudo en el vértice proximal del saliente interno. Una, sobre la cara anterior, es la cresta rugosa con la que termina el borde proximal del puente óseo. La otra es el borde proximal del área rugosa que describiremos a continuación. Se forma así una fosa al final de este tramo, antes del vértice externo, orientada proximalmente hacia el centro del hueso.

**Tramo distal.-** Está muy ensanchado, ocupado en su mayor parte por áreas de inserciones musculares.

Se distinguen en él tres partes consecutivas: proximal, central y distal. La parte proximal es algo mayor, y tiene una superficie muy rugosa, lo mismo que la parte central; la parte distal tiene la superficie lisa.

**Parte proximal.-** Se distinguen en ella dos superficies rugosas de inserciones musculares, con varias áreas.

La más extensa es la superficie posterior, de orientación lateral-posterior y algo en sentido proximal. Viene a formar un ángulo de unos

45° con el plano frontal del hueso. Hay que señalar en ella: hacia el ángulo proximal, un área con la superficie mucho más lisa, como punteada; y, hacia el centro, un área redondeada, pequeña, entrante en la cara posterior, orientada en sentido lateral, posterior y algo distal.

Sobre la cara anterior existe otra superficie rugosa a continuación de la parte media y distal de la zona ensanchada que es el origen del puente óseo, y hasta el canal oblicuo que se ha señalado.

Parte central.- Está ocupada por una superficie rugosa entre ambas caras. Su límite proximal es el canal oblicuo. El borde posterior forma un arco convexo saliente sobre la cara. El borde distal presenta un entrante en sentido proximal. El ángulo distal anterior hace entrante en la cara.

En esta superficie se pueden señalar dos zonas: una, posterior, de forma arriñonada alargada, cóncava hacia adelante, y de orientación lateral, posterior y distal; y otra anterior, de orientación lateral y distal. Ambas zonas forman un ángulo diedro muy obtuso.

Parte distal.- En el último tercio del saliente el borde es redondeado y liso, como se ha indicado. El borde articular interno de la tróclea se ensancha y hace saliente, quedando una depresión alargada en todo el contorno del borde.

BORDE EXTERNO.- También se distinguen en este borde dos tramos muy diferentes, proximal y distal.

Tramo proximal.- Es bastante recto, oblicuo en sentido distal-externo, redondeado al comienzo, pero en seguida aparece un reborde posterior saliente sobre la cara.

Forma un arco muy poco convexo en sentido posterior. En el extremo distal de este tramo se levanta un reborde anterior en arco cóncavo proximalmente, el cual termina en un agudo tubérculo, que es el vértice proximal del saliente externo.

Tramo distal.- Es más extenso que el proximal. Tiene orientación lateral, y en gran parte es paralelo al eje del hueso. Es más estrecho en su primera mitad, en la que el hueso es también más delgado; y se ensancha mucho en la parte final, en correspondencia con el engrosamiento distal del saliente externo, pero siempre el borde que se va a describir es más ancho que el hueso en este tramo.

Sus límites son los dos rebordes, anterior y posterior, salientes en toda su extensión sobre ambas caras, que se han descrito como límites de éstas.

En este tramo del borde se pueden distinguir tres partes: proximal, media y distal.

Parte proximal.- Es menor que las otras.

Del vértice proximal parte una cresta que hace un arco cóncavo hacia la cara y se eleva sobre ella al final, con una longitud de algo menos de un tercio del tramo distal. Su extremo distal es el punto más saliente en sentido lateral de esta parte del borde, y es más lateral que el vértice proximal.

Esta cresta es el límite anterior de un área de superficie rugosa, de forma arriñonada alargada, más ancha en su parte distal, situada en la parte anterior de esta parte del borde. Entre ella y el reborde posterior queda una banda, que se continúa por la parte media y el comienzo de la parte distal del borde con las mismas características. La superficie de toda esta banda presenta numerosos salientes, muy pequeños, y algunos orificios también muy pequeños.

Parte media.- Es cóncava lateralmente. En toda su extensión presenta un fino reborde medio que la divide longitudinalmente en dos bandas, anterior y posterior, en diedro muy obtuso. La banda anterior tiene la superficie lisa. La banda posterior se continúa en sentido proximal y distal, como hemos dicho.

El reborde anterior es redondeado y liso, cóncavo anteriormente. Termina en una cresta transversal que es el límite distal de la banda anterior. El reborde posterior es una cresta muy definida, que se ha descrito en la cara posterior.

Parte distal.- Es la más extensa, algo más de un tercio del tramo distal. El hueso forma un grueso tubérculo externo-distal, de contorno bien marcado, cuya superficie presenta varias áreas diferenciadas de inserciones musculares.

En el contorno del tubérculo, el límite proximal es muy neto en la banda anterior de la parte media: es una cresta transversa hasta la

arista central. La banda posterior de la parte media se continúa aún distalmente y acaba estrechándose en el vértice lateral-distal de la cara.

El reborde anterior es continuación del reborde de la parte media, pero algo ensanchado y rugoso. Distalmente pierde relieve y se bifurca en dos ramas. La rama interna, de muy poco relieve, alcanza el borde de la superficie articular del cóndilo; es la que se ha considerado límite distal de la cara anterior, y cruza algo oblicuamente el canal distal. La rama externa alcanza el vértice anterior-distal del saliente, que es un punto bien marcado por la intersección de tres áreas.

El reborde distal-anterior se puede considerar, a efectos de la descripción, que empieza en ese punto y se dirige oblicuamente en sentido interno-distal hasta el plano frontal del hueso aproximadamente. Es el límite de la mayor de las áreas del saliente.

El reborde distal posterior forma la pared externa del canal distal; está muy señalado.

El reborde posterior presenta dos tramos que resaltan sobre la cara. El primero se encuentra en la prolongación lateral de la fosa olecraneana. Proximalmente alcanza el vértice lateral-distal de la cara; distalmente alcanza el vértice distal-externo.

El segundo tramo es el límite distal de la cara hasta el comienzo del canal distal, en el que forma un vértice muy señalado. Es transversal al eje del hueso, algo convexo hacia la cara.

Dentro del contorno que se ha descrito queda una zona de inserciones musculares en la que se distinguen varias áreas: un área anterior, una lateral y otra posterior.

Existe además un área anterior-distal situada, se puede decir, en parte en el canal distal y en parte en el saliente externo. Es alargada en sentido transversal, y su superficie presenta finas estrías paralelas en sentido proximal-distal.

El área anterior es una fosa de superficie rugosa y de orientación lateral, anterior y algo proximal. Es alargada en sentido proximal-distal y algo oblicua en sentido distal-interno. Su límite proximal es la cresta transversa al comienzo de esta parte del borde; su límite interno es el reborde sobre la cara anterior; su límite distal es una cresta rugosa que la separa del área anterior-distal; y su límite externo es uno de los lados, bastante recto, del área lateral.

El punto de intersección de estas tres áreas forma un vértice bien marcado en la parte anterior-distal del saliente.

El área lateral es la más extensa. Es una amplia superficie aproximadamente triangular, de orientación lateral-distal. Esta superficie mayor, convexa, está truncada por otra superficie triangular, plana, de orientación semejante lateral y distal, pero algo posterior.

La superficie mayor es rugosa, especialmente hacia sus bordes. Tiene su extremo proximal en el final de la arista diédrica lateral, y su extremo distal, algo redondeado, en el borde externo del canal distal. Su límite proximal-anterior es la línea entre el final de la arista diédrica y el vértice anterior-distal del saliente. Su límite distal-anterior es la línea de separación con el área anterior-distal. Su límite posterior, bastante recto, tiene un tramo proximal corto, poco marcado, entre el extremo de la arista diédrica y el vértice lateral-distal de la cara; luego es un borde saliente, que alcanza el vértice distal-externo y continúa hasta el borde del canal distal.

Esta amplia superficie convexa está truncada por otra superficie triangular plana, bastante regular. Su vértice distal es un pequeño tubérculo redondeado muy saliente, en el plano frontal del hueso; es el vértice distal-externo del saliente. El vértice proximal alcanza el borde posterior muy cerca del vértice lateral-distal de la cara. El vértice anterior está situado algo lateralmente y al mismo nivel del vértice anterior-distal del saliente. Esta superficie es lisa, y está separada de la superficie mayor por un reborde redondeado.

El área posterior es una superficie triangular que hace entrante en el extremo distal de la cara posterior, con base en el último tramo del área lateral. Su borde proximal, algo convexo, es el límite distal de la cara hasta el canal distal, con un vértice interno muy saliente. Su lado distal-interno es el borde del canal. Entre estos tres lados salientes queda una pequeña fosa, de orientación posterior, algo distal.

**SUPERFICIE ARTICULAR.**- El húmero presenta una amplia superficie articular distal muy perfecta, con un borde muy neto en todo su contorno. Su forma se puede considerar la típica de los mamíferos con cúbito y radio independientes, distinguiéndose la tróclea, interna, y el cóndilo, externo, para la articulación del cúbito y radio, respectivamente. La tróclea presenta la garganta característica.



La línea de sección de esta superficie según el plano frontal del hueso presenta una escotadura redondeada proximal, algo desplazada hacia el lado interno según el plano sagital. Hasta el borde interno, la línea es recta, algo oblicua distalmente. Hacia el lado externo la línea, más corta, es un arco muy regular convexo cuyo punto distal es el extremo del hueso, y que termina en el borde articular externo a un nivel más distal que el borde interno.

Se describen en la superficie articular la superficie de la tróclea; su garganta; y la superficie del cóndilo.

Superficie de la tróclea.- Esta superficie interna es mucho más amplia y menos convexa que la del cóndilo.

A partir de la cara anterior, la superficie articular, poco convexa, se va extendiendo distalmente, alcanzando su punto más distal en posición posterior al plano frontal del hueso. Luego se va haciendo más convexa y se prolonga hacia la fosa olecraneana, terminando casi paralela al plano frontal en su extremo posterior, que es la garganta ensanchada ante la cavidad olecraneana.

El borde anterior forma una escotadura en la fosa coronoidea, en la cara anterior. Luego es redondeado y saliente, desbordando la superficie articular al cuerpo óseo en todo el contorno del saliente interno hasta la fosa olecraneana en la cara posterior.

En el borde se distingue un vértice antero-interno, redondeado, que es donde comienza a ensancharse el borde, formándose una superficie lateral con forma de huso en la zona correspondiente al saliente. También se señala otro vértice postero-interno redondeado, donde termina el ensanchamiento del borde. Sigue luego, sobre la cara posterior, una ligera escotadura, y un tramo más recto que corresponde a la zona más saliente en sentido posterior de toda la extremidad distal. El final de este tramo forma un vértice redondeado que es el límite interno de la garganta troclear.

La superficie de la tróclea, por tanto, no es simétrica, ya que se extiende más hacia la cara posterior y hacia la fosa olecraneana que hacia la cara anterior y hacia la fosa coronoidea.

Garganta.- Como toda la superficie articular distal, es convexa en sentido distal. Además es cóncava hacia el exterior, es decir, describe un arco cuyo extremo anterior se inclina algo hacia el saliente externo, y cuyo extremo posterior se inclina aún más en el mismo sentido.

La garganta es un diedro muy neto hacia su extremo anterior, que se va redondeando y convirtiendo en un amplio arco hacia su extremo posterior.

Superficie del cóndilo.- Tiene forma aproximada de triángulo esférico isósceles alargado, con la base anterior y el vértice posterior.

El vértice anterior externo es redondeado y hace saliente sobre la cara, formándose en ésta una pequeña fosa.

El vértice anterior interno es menos saliente, y también existe en la cara a su nivel una fosa, que es la fosa coronoidea.

El lado externo es el borde articular a lo largo del canal distal externo. Presenta una escotadura entrante en la zona convexa distal, al iniciarse la cara posterior. Existe un orificio en el canal distal en esa escotadura.

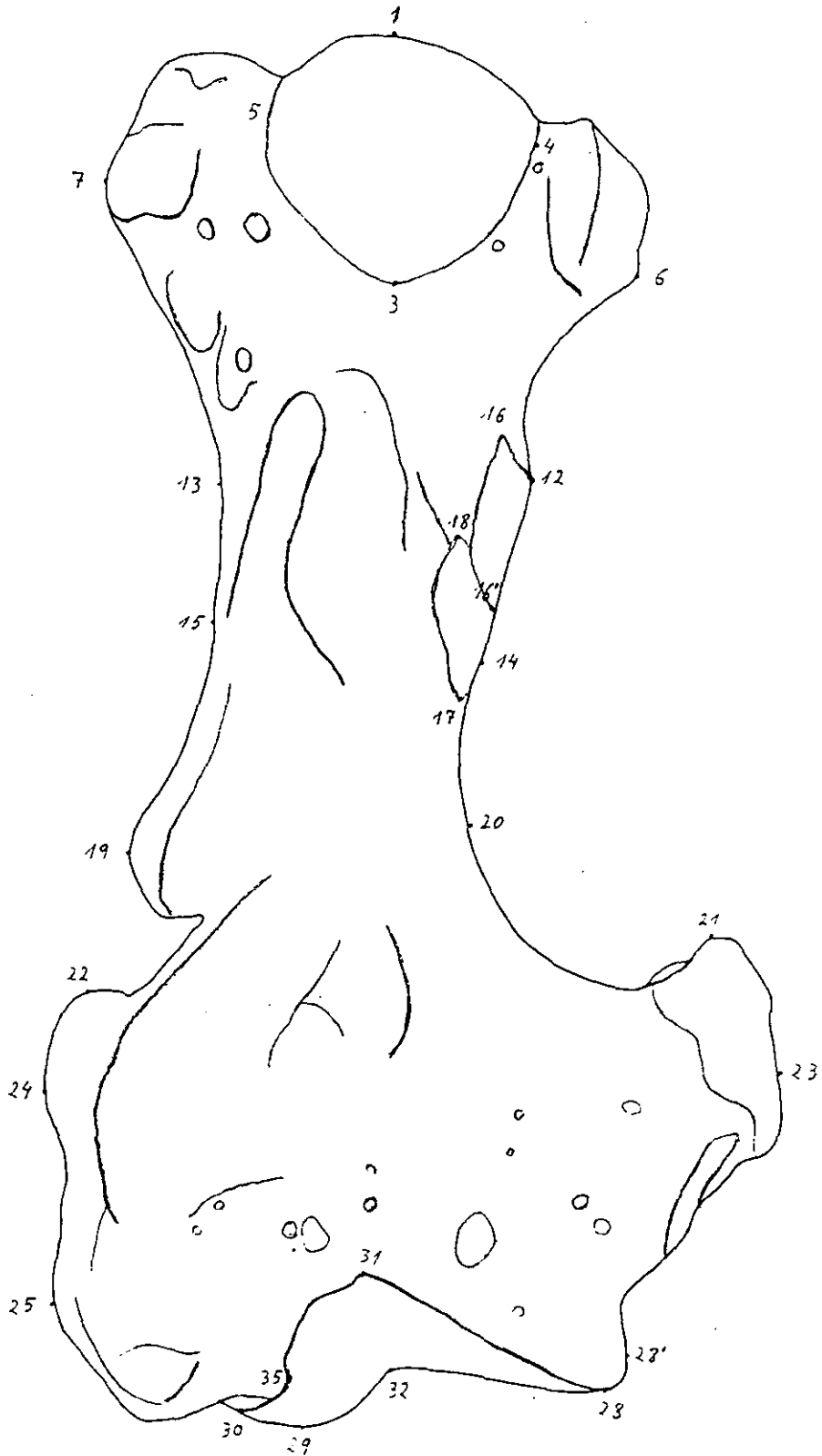
El lado externo termina en un vértice muy marcado en el borde interno del canal, situado a nivel algo más distal que el vértice interno del área posterior del saliente externo.

El lado interno es la línea que une este vértice posterior con el vértice anterior interno. Es saliente en el último tercio antes del vértice posterior, formando un labio interno de la garganta troclear. En su zona junto al vértice anterior es la misma garganta. En el resto del trayecto no se señala por ninguna estructura especial.

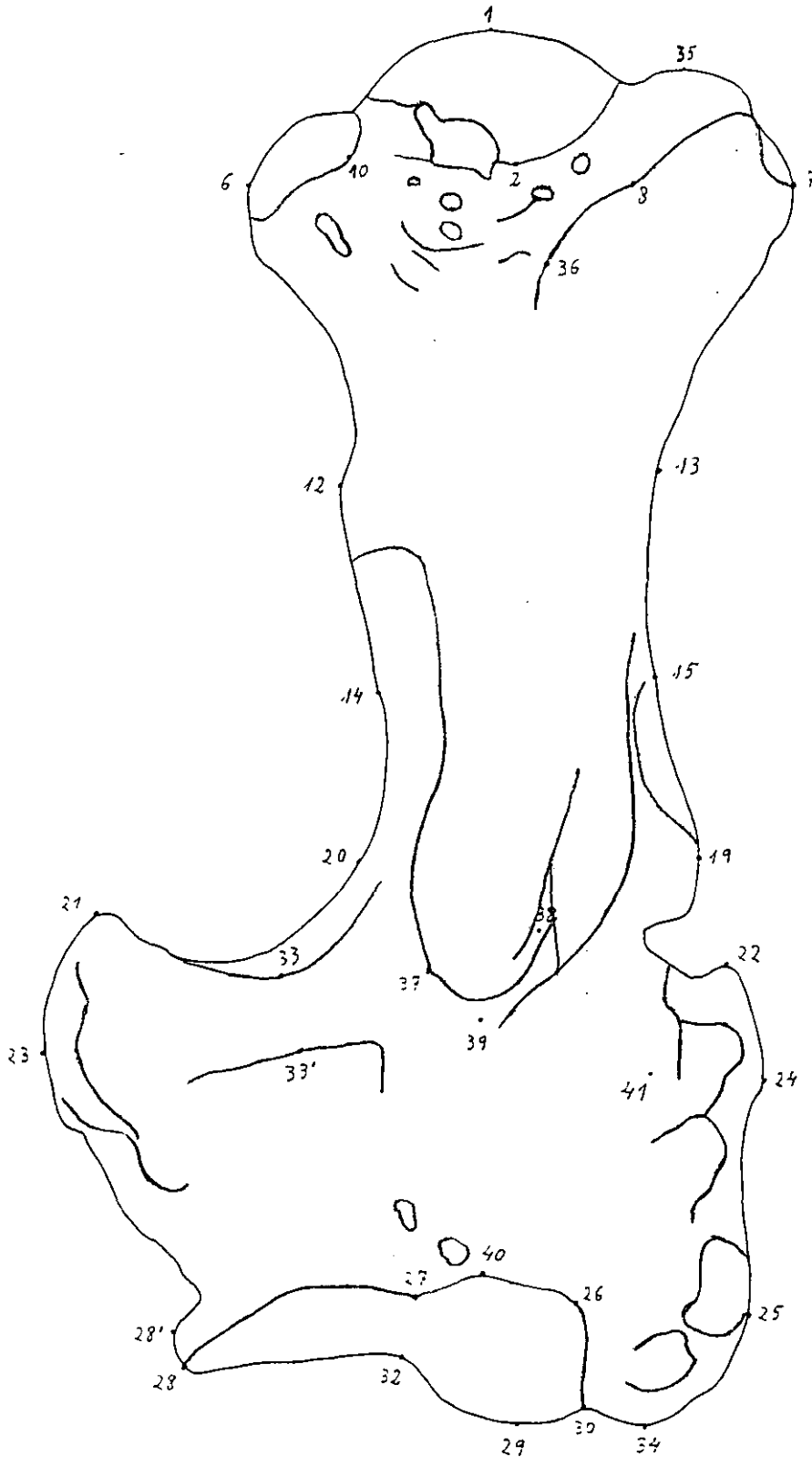
### HÚMERO - PUNTOS OSTEOMÉTRICOS

- 1.- Punto más saliente proximal. Está hacia el centro del cóndilo articular.
- 2.- Punto más distal-anterior de la superficie articular del cóndilo. Está hacia el centro de la cara anterior.
- 3.- Punto más distal-posterior de la superficie articular del cóndilo. Está hacia el centro de la cara posterior.
- 4.- Punto más lateral-interno de la superficie articular del cóndilo. Está algo desplazado del plano frontal del hueso hacia la cara posterior.
- 5.- Punto más lateral-externo de la superficie articular del cóndilo. Está algo desplazado del plano frontal del hueso hacia la cara posterior.
- 6.- Punto más saliente lateral-interno de la extremidad proximal.
- 7.- Punto más saliente lateral-externo de la extremidad proximal.
- 8.- Extremo anterior del área del supraespinoso.
- 9.- Punto más saliente posterior del saliente externo. Está en el borde articular.
- 10.- Punto más saliente hacia el canal bicipital del saliente interno. Está en el borde articular.
- 11.- Punto más saliente posterior del saliente interno. Está en el borde articular.
- 12.- Punto más saliente proximal-lateral de la tuberosidad redonda. Está en el borde interno.
- 13.- Punto situado al mismo nivel, según el eje del hueso, que el punto 12 en el borde externo.
- 14.- Punto más saliente distal-lateral de la tuberosidad redonda. Está en el borde interno.
- 15.- Punto situado al mismo nivel, según el eje del hueso, que el punto 14 en el borde externo.
- 16.- Extremo proximal del área del redondo mayor.
- 16'.- Extremo distal del área del redondo mayor.
- 17.- Extremo distal del área del gran dorsal.
- 18.- Extremo proximal del área del gran dorsal.
- 19.- Punto más saliente externo del labio superior del canal de torsión.
- 20.- Punto del borde interno situado al mismo nivel, según el eje del hueso, que el punto 19.
- 21.- Punto más proximal del saliente interno.
- 22.- Punto más proximal del saliente externo.
- 23.- Punto más saliente lateral-interno del saliente interno.

- 24.- Punto más saliente lateral-externo del saliente externo en su mitad proximal.
- 25.- Punto más saliente lateral-externo del saliente externo en su mitad distal.
- 26.- Ángulo anterior-externo del cóndilo radial.
- 27.- Punto distal de la inflexión anterior del borde articular entre el cóndilo y la tróclea.
- 28.- Punto extremo interno de la tróclea.
- 28'.- Punto extremo interno en el reborde de la tróclea.
- 29.- Punto más saliente distal del cóndilo radial. Es el punto más saliente distal del hueso.
- 30.- Punto extremo externo del cóndilo radial.
- 31.- Punto más proximal-posterior de la tróclea.
- 32.- Punto distal de la garganta de la tróclea.
- 33-33'.- Puntos más próximos de los bordes proximal y distal del puente entepicondiliano.
- 34.- Punto más saliente distal del saliente externo.
- 35.- Punto extremo anterior del cóndilo radial.
- 36.- Punto más saliente anterior del saliente proximal externo.
- 37.- Punto distal del área de inserción del lado interno de la tuberosidad deltoidea.
- 38.- Punto más saliente anterior de la tuberosidad deltoidea.
- 39.- Punto más saliente distal de la tuberosidad deltoidea.
- 40.- Punto más proximal-anterior del cóndilo radial.
- 41.- Punto de mínimo espesor del hueso en la paleta humeral. Está situado en la zona proximal del saliente externo.

HÚMERO - PUNTOS OSTEOMÉTRICOS, CARA ANTERIOR

izquierdo

HÚMERO - PUNTOS OSTEOMÉTRICOS, CARA POSTERIOR

izquierdo

HÚMERO - MEDIDAS

Valores en milímetros, en las piezas indicadas al comienzo de cada columna, entre los puntos señalados al comienzo de cada fila.

piezas	<i>Scelidothorium</i>		<i>Scelidothorium</i>		<i>Scelidodon</i>	
	726	<i>carlesi</i>	<i>bravardi</i>		<i>capellinii</i>	<i>tarijensis</i>
	i	d	i	d	i	d
puntos						
1-29	410		360	350	354	391
1-31			310			
2-3	97		89	87	86	
2-27	327			285	288	
<u>longitud articular</u>						
	156		142			
3-31	292		253	253	256	298
4-5	81		80			
<u>anchura articular</u>						
	99		99			
6-7				138	139	
9-36	100					
<u>perpendicular a 9-36 (anchura máxima de la faceta)</u>						
	46					
<u>longitud faceta del redondo menor</u>						
	26					
<u>longitud faceta del infraespinoso</u>						
	27					
<u>longitud faceta del supraespinoso</u>						
	86					
<u>diámetro de la faceta del pectoral menor (redondeada)</u>						
	17					
<u>anchura canal bicipital entre extremos facetas articulares</u>						
	54					
10-11	72					
<u>perpendicular a 10-11 (anchura máx. de la faceta)</u>						
	32					
12-13	93	93	96	97	109	
<u>antero-posterior perpendicular a 12-13</u>						
	58					
<u>12-14: distancia entre los extremos de las facetas de la tuberosidad redonda</u>						
	70					

piezas	726	<i>Scelidothorium</i> <i>carlesi</i>		<i>Scelidothorium</i> <i>bravardi</i>		<i>Scelidodon</i> <i>capellinii tarijensis</i>	
	i	d	i	d	i	d	d
puntos							
<u>longitud faceta superior de la tuberosidad redonda</u>							
	42						
<u>longitud faceta inferior de la tuberosidad redonda</u>							
	42						
<u>14-15</u>	79		81	81	81	100	
<u>antero-posterior perpendicular a 14-15</u>							
	52						
<u>19-20</u>				91			
<u>19-37</u>	98						
<u>19-38</u>	70						
<u>canal de torsión, anchura mínima</u>							
	27		37	20,5			
<u>21-22</u>	182		179	158	161		183
<u>21-28</u>	136		121	119		153	
<u>22-34</u>	131		103	147			
<u>23-24</u>	210			181	184		240
<u>25-28'</u>	165		155			168	182
<u>26-35</u>	60						
<u>27-31</u>	53		48				
<u>27-39</u>	87						
<u>28-30</u>	111		105	106			118
<u>28-32</u>	59						
<u>28-34</u>							153
<u>30-32</u>	53						71
<u>máxima anchura ant-post de la tróclea</u>							
	72		67				
<u>33-33'</u>	23,3		19	21,5	21,5	28	25
<u>espesor mínimo del puente (hacia 33-33')</u>							
	9,2		8			8,5	8,5
<u>altura máxima del puente (hacia 33-33')</u>							
	21						
<u>espesor mín. del hueso bajo el puente</u>							
	16						
<u>espesor mín. del hueso en la fosa olecraneana</u>							
	15						
<u>espesor del hueso en el fondo de la fosa olecraneana</u>							
	19						



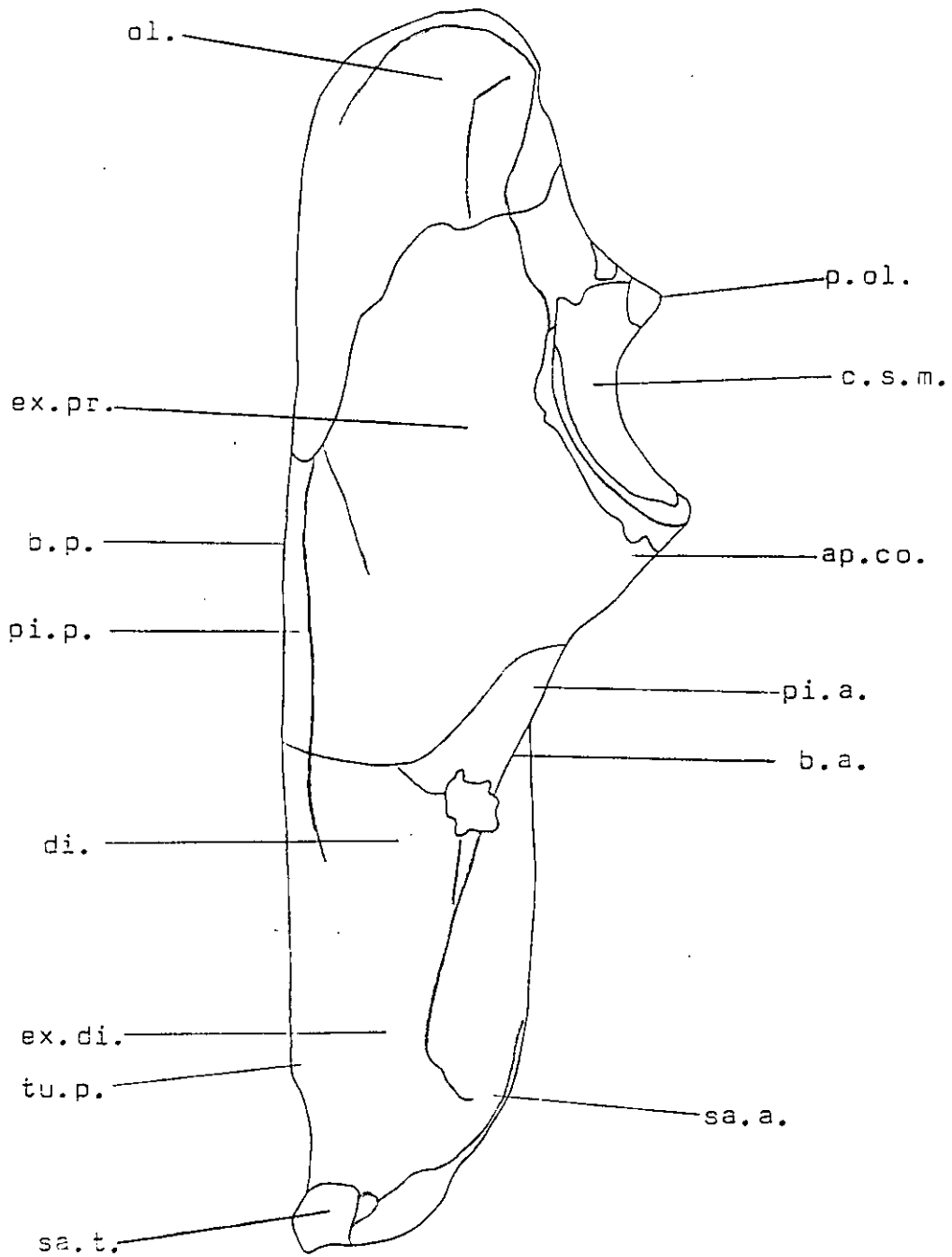
piezas	726	<i>Scelidootherium carlesi</i>		<i>Scelidootherium bravardi</i>		<i>Scelidodon capellinii tarijensis</i>	
	i	d	i	d	i	d	d
puntos							
34-35			350				
37-38	40						
39-40	83						
espesor mín. de la paleta (en 41)							
	9						

MATERIAL	126
FOTOGRAFÍAS: 413 y 567, cara interna y borde anterior. Lám. VIII	511
cara externa y borde posterior. Lám. IX	513
FIGURAS: accidentes, cara interna	127
cara externa	128
leyenda	129
DESCRIPCIÓN BÁSICA	130
EXTREMIDAD PROXIMAL	130
Olécranon	131
Tubérculos	131
Caras o fosas	132
Saliente articular	133
Saliente óseo	134
Pico del olécranon	134
Apófisis coronoides	134
Salientes laterales	134
Superficie articular	135
Cavidad sigmoidea mayor	135
Cara central-interna	136
Cara lateral-externa	136
Pequeña cavidad sigmoidea	137
DIÁFISIS	138
Borde anterior	138
Cresta anterior-externa	138
Borde posterior	139
Cara interna	139
Cara externa	139
Límites	139
Cresta lateral	140
Canales laterales	140
EXTREMIDAD DISTAL	141
Pilar y tubérculo posterior	141
Saliente externo	142
Pilar y saliente anterior	142
Pilar anterior	143

Cara externa.....	143
Cara interna.....	144
Saliente terminal.....	145
Tubérculo terminal externo.....	145
Tubérculo terminal interno.....	145
MEDIDAS: Puntos osteométricos, definición.....	146
cara interna.....	147
cara externa.....	148
Medidas.....	149

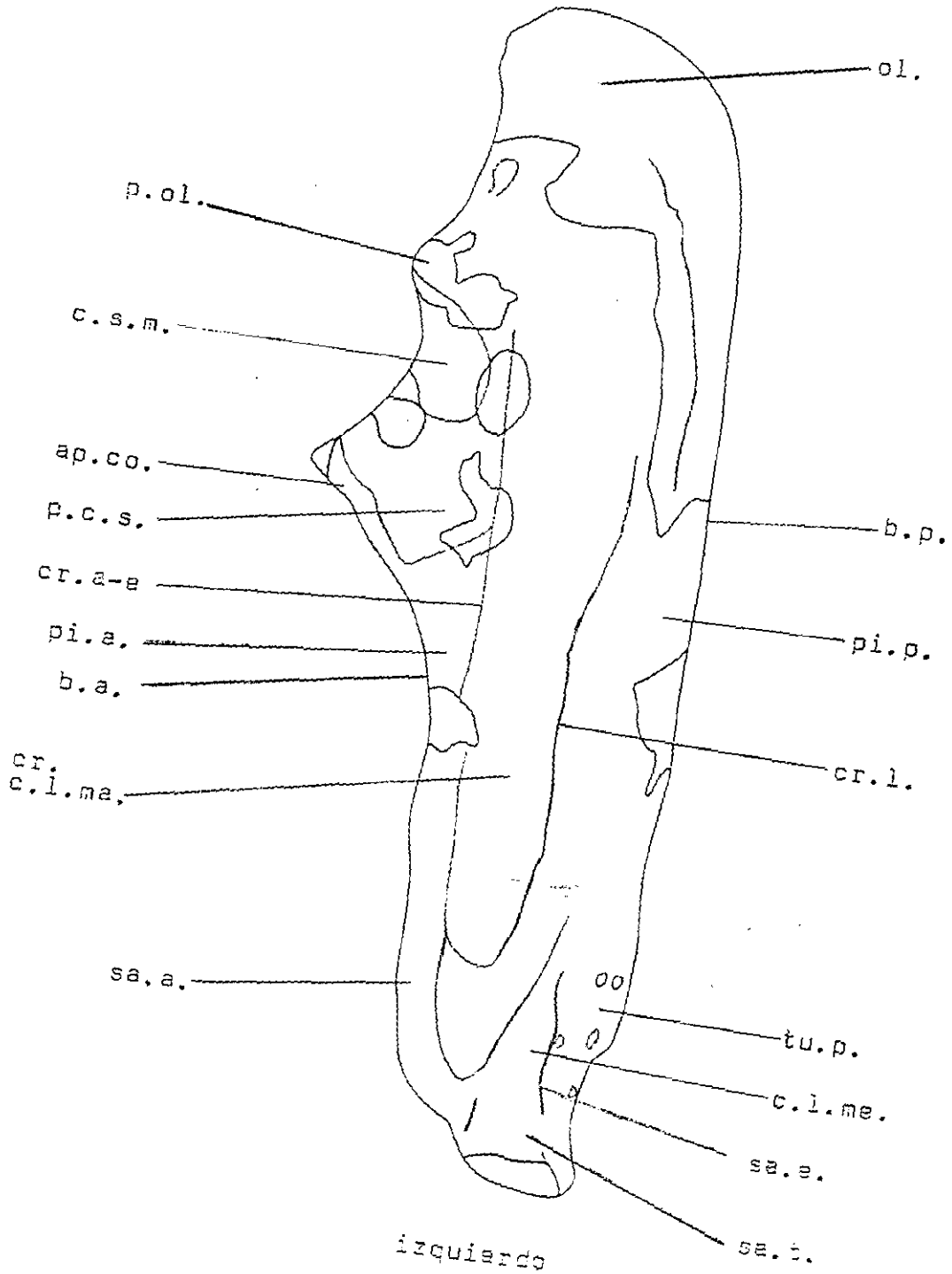
### CÚBITO - MATERIAL

- 1) 6, vitr. 25. *Scelidothorium bravardi*, montado. Dcho., completo.
- 2) Idem. Izq., completo.
- 3) 7, vitr. 41. *Scelidothorium carlesi*, montado. Dcho., completo.
- 4) Idem. Izq., completo.
- 5) 10, vitr. 26. *Scelidodon capellinii*, montado. Dcho., casi completo. Reconstruido.
- 6) Idem. Izq., casi completo. Reconstruido.
- 7) 9, vitr. 1. *Scelidodon tarijensis*, montado. Izq., casi completo. Reconstruido.
- 8) 567, vitr. 9. Izq., reconstruido en parte.
- 9) 413, vitr. 21. Dcho., reconstruido en parte.
- 10) 420, " " . Izq. Falta el extremo distal.
- 11) 460, " 17. Dcho. Falta el extremo distal.
- 12) 461, " " . Dcho. Casi todo el saliente articular y parte anterior del hueso hasta la extremidad distal.
- 13) 462, vitr. 18. Dcho. Región de la cavidad sigmoidea y parte de la diáfisis.
- 14) 463, vitr. 18. Dcho. Diáfisis.
- 15) 810. Dcho. Mitad proximal.
- 16) 811. Dcho. Mitad proximal.
- 17) 812. Izq. Olécranon.
- 18) 815. Izq. Falta el olécranon y la extremidad distal.
- 19) 816. Dcho. Falta la extremidad distal (joven).
- 20) 817. Dcho. (joven).
- 21) 818. Dcho. Falta la extremidad distal (joven).
- 22) 819. Izq. Falta la extremidad distal (joven).
- 23) 820. Dcho. Rodado. Falta la extremidad distal.

CÚBITO - ACCIDENTES, CARA INTERNA

izquierdo

CÚBITO - ACCIDENTES. CARA EXTERNA



CÚBITO - LEYENDA CARAS INTERNA Y EXTERNA

- ap. co. - apófisis coronoides
- b. a. - borde anterior
- b. p. - borde posterior
- c. s. m. - cavidad sigmoidea mayor
- c. l. ma. - canal lateral mayor
- c. l. me. - canal lateral menor
- cr. a-e - cresta anterior-externa
- cr. l. - cresta lateral
- di. - diáfisis
- ex. di. - extremidad distal
- ex. pr. - extremidad proximal
- fa. a. - faceta articular terminal
- ol. - olécranon
- p. c. s. - pequeña cavidad sigmoidea
- p. ol. - pico del olécranon
- pi. a. - pilar anterior
- pi. p. - pilar posterior
- sa. a. - saliente anterior
- sa. e. - saliente externo
- sa. t. - saliente terminal
- tu. p. - tubérculo posterior

## CUBITO - DESCRIPCION BASICA

El cúbito de los escelidoterios presenta un notable desarrollo. Articula en su parte proximal con el húmero; en su parte lateral proximal y distal con el radio, con el cual no se encuentra soldado; y en su parte distal con el piramidal. Se distinguen en él una extremidad proximal muy voluminosa, que constituye aproximadamente la mitad del hueso, con la cavidad articular y una apófisis olecraneana muy desarrollada; una corta diáfisis; y una extremidad distal algo ensanchada.

En conjunto el cúbito es robusto, aplastado en sentido interno-externo, y acanalado longitudinalmente en ambas caras, de modo que está compuesto estructuralmente por un largo pilar óseo desde el olécranon hasta la cara articular distal en la zona posterior del hueso; y otro pilar óseo paralelo en la zona anterior, el cual se ensancha en la región de la cavidad articular proximal. Resulta así una sección en doble T que acrecienta la consistencia del hueso, haciéndolo especialmente resistente a los esfuerzos realizados según el plano sagital.

El pilar posterior está bien individualizado en toda su extensión. Presenta un grosor aproximadamente constante en la diáfisis, ensanchándose bastante uniformemente en las extremidades. Es la unidad estructural básica para la resistencia del hueso, sirviendo de soporte a los elementos funcionales, que se sitúan de preferencia en la zona anterior.

Se describen en el cúbito la extremidad proximal; la diáfisis; y la extremidad distal.

---

### EXTREMIDAD PROXIMAL

Ocupa aproximadamente la mitad de la longitud del hueso, y es muy voluminosa. Se distinguen en ella las estructuras normales mammalianas: olécranon, saliente articular, y apófisis coronoides.

Se describen el olécranon y el saliente articular, en el que se incluye la apófisis coronoides.

OLECRANON.- Forma una robusta apófisis, como es frecuente en los Desdentados, aunque no alcanza tanto desarrollo en relación con la longitud del hueso como en otros casos (*Cingulata*).

Su límite se marca bien en el borde anterior por la existencia de una constricción que lo separa de la cavidad articular, formándose así una especie de cuello anatómico. El plano de separación no es perpendicular al eje del hueso, sino inclinado casi  $45^{\circ}$  en sentido proximal-anterior a distal-posterior. En las caras laterales y en el borde posterior no existe límite especial. Para hacer la descripción se puede considerar como límite el plano perpendicular al eje del hueso en la vertical del pico olecraneano de la cavidad articular, desde el borde posterior hasta el plano del cuello anatómico.

El olécranon presenta varios tubérculos, relacionados por crestas, que dejan entre ellas diversas caras, que a veces son fosas. Se describen los tubérculos y las caras o fosas.

Tubérculos.- Se señalan bien en el olécranon cuatro tubérculos mayores: lateral interno; lateral externo; proximal anterior; y posterior. Además, un quinto tubérculo, menor que los anteriores.

El tubérculo posterior es el comienzo ensanchado del pilar posterior. Es romo, y su punto más saliente es el vértice de intersección de tres caras curvas, dos laterales y una proximal, que se describirá luego. En él comienza el borde posterior del hueso, que es prácticamente recto.

El tubérculo proximal anterior tiene forma de saliente triédrico, con dos caras laterales y una cara proximal desde el extremo del hueso hasta el vértice del tubérculo, que hace así saliente sobre el borde o cara anterior del hueso. Está unido por una cresta con el borde de la cavidad sigmoidea hacia el pico olecraneano. La cresta tiene un borde liso en su mitad proximal, y rugoso, con orificios, en su mitad distal, presentando un saliente hacia su mitad al que se hará referencia después.

El tubérculo lateral externo se presenta como una eminencia de los labios del pilar posterior y del que sería su continuación en el propio saliente olecraneano, en forma de dos crestas que convergen en arco. En él se inicia una tercera cresta hacia el límite del cuello del olécranon en el



borde anterior. El punto más saliente de este tubérculo lateral está situado aproximadamente en la mitad de la longitud total del olécranon.

El tubérculo lateral interno se presenta también como una eminencia lateral del pilar posterior, situado en posición proximal respecto al tubérculo externo. El borde de la cavidad sigmoidea, muy plana en esta zona, se continúa hacia él en una especie de pilar óseo muy bien marcado en el cuello del olécranon, que se va ensanchando y aplastando en sentido proximal. El tubérculo lateral externo se encuentra en la prolongación del borde articular y de ese pilar.

Aún existe un quinto tubérculo característico, aunque de tamaño menor que los cuatro descritos. Hace saliente en la cresta que une el tubérculo proximal anterior con el pico olecraneano de la cavidad sigmoidea; y está unido por otra cresta con el tubérculo externo. Este tubérculo marca el límite proximal del cuello del olécranon.

Caras o fosas.— Estos tubérculos y las crestas que los relacionan delimitan una serie de caras o fosas. Son ocho en total, cinco cóncavas y tres convexas.

En los dos tubérculos laterales terminan las dos caras laterales principales del hueso, ambas cóncavas, especialmente la interna.

En el propio olécranon, entre el tubérculo externo, el anterior y el cuello, existe una concavidad de forma triangular, con el lado proximal convexo. Tiene una superficie rugosa, con varias pequeñas crestas en diversas direcciones.

Entre el tubérculo interno, el proximal anterior y el cuello se forma también una cara cóncava, de forma triangular, con el lado proximal convexo, muy rugoso, en el que se marcan varios salientes desde el propio borde y desde la parte cóncava más próxima de la cara. Luego la superficie es más lisa, estrechándose hacia el pilar que existe desde el borde de la cavidad articular. Esta cara, por tanto, viene a ser el resultado de extenderse como en abanico este pilar hacia el extremo proximal.

En el cuello del olécranon, en su cara anterior, existe una foseta bien marcada. Está limitada distalmente por el borde de la cavidad articular; y lateralmente por el pilar interno que continúa el borde de la

cavidad sigmoidea, y por la cresta desde el pico del olécranon al tubérculo anterior, precisamente hasta el tubérculo que existe en su punto medio. Tiene una superficie rugosa y presenta varios orificios. Es más profunda en las proximidades del borde de la cavidad articular.

En el tubérculo posterior convergen tres caras convexas. Dos son laterales, resultado del ensanchamiento del pilar posterior. La externa es la más amplia, hasta el tubérculo lateral, con superficie rugosa en la que destacan finas crestas divergentes en abanico desde el pilar y otras asociadas en direcciones oblicuas. Además, esta cara presenta numerosos orificios.

La cara interna, hasta el tubérculo lateral, es mucho menor. Presenta una superficie rugosa irregular.

El extremo proximal del hueso lo ocupa una cara convexa, oblicua unos  $60^\circ$  respecto al eje longitudinal. Es alargada entre ambos tubérculos terminales, extendiéndose hacia los laterales, con un lado mayor cóncavo entre el extremo del hueso y el tubérculo externo, con lo que viene a tener una forma arrañada. Está individualizada en todo su contorno por un reborde, como un pequeño labio que, además de estar algo saliente, queda resaltado por ser la superficie de esta cara más rugosa que las de las caras laterales. Una línea saliente en dirección del eje mayor, durante dos tercios de la longitud de éste desde el extremo proximal, que termina en un pequeño tubérculo, señala aún tres facetas en esta cara, dos laterales y una distal.

**SALIENTE ARTICULAR.**- Esta parte del cúbito tiene un notable desarrollo.

Se presenta en su conjunto como una amplia elevación y extensión hacia ambos lados del pilar anterior del hueso, sin que se modifiquen las caras laterales y el pilar posterior. La superficie articular se extiende en la parte anterior del hueso, situándose en sus bordes los puntos más salientes del mismo en sentido anterior proximal y distal, y en sentido lateral externo; en sentido interno, el borde articular es más saliente que el olécranon y la diáfisis, pero algo menos que la extremidad distal.

La superficie articular está sostenida en casi toda su extensión por salientes y refuerzos óseos, elementos constitutivos necesarios, ya que la cavidad articular no es una simple excavación del hueso, sino que lo desborda ampliamente en casi todo su contorno. El saliente articular representa el diámetro transversal mayor del hueso, y algo más de la cuarta parte de la longitud del mismo.

La cavidad articular presenta los elementos anatómicos característicos de los Mamíferos, dispuestos en la forma típica: cavidad sigmoidea mayor y menor, apófisis coronoides, pico olecraneano de la articulación.

Se describe en el saliente articular el saliente óseo, primero; y luego la superficie articular.

Saliente óseo. Se distinguen en él un saliente anterior proximal, el pico del olécranon; un saliente anterior distal, la apófisis coronoides; y dos salientes laterales, interno y externo. Además, un área rugosa en el saliente anterior distal.

El pico del olécranon hace saliente desde la zona que se ha descrito como cuello. Es un saliente alargado en la dirección del borde articular proximal, que es oblicuo unos  $60^\circ$  al eje del hueso. Es estrecho en su parte terminal, en forma de cuña, lo que hace que el pico se encuentre roto con frecuencia. Su cara proximal-lateral se continúa con la del saliente lateral hasta el pico lateral, estrechándose hacia éste. Es una superficie bastante lisa, con una serie de orificios, algunos bastante grandes, en su límite con la cara lateral.

El saliente distal, el más acusado, es la apófisis coronoides. Estructuralmente es un ensanchamiento proximal del pilar anterior, truncado en su extremo por la superficie articular. Hay una expansión lateral-externa menos marcada, que termina en la pequeña cavidad sigmoidea; una expansión más amplia en sentido lateral-interno; y una elevación anterior, regular y robusta.

Sobre la superficie distal de la apófisis coronoides, en la parte lateral ya ensanchada y elevada del pilar anterior, aparece una área rugosa saliente, como un tubérculo poco elevado de superficie rugosa. Se advierte que no es elemento constitutivo del saliente articular, en el sentido de servir de soporte a la cavidad articular. En efecto, a pesar de su situación en el saliente óseo, está separado del borde de la apófisis coronoides por la superficie típica que rodea al saliente articular, con una fila de pequeños orificios. Incluso se advierte su discontinuidad respecto al límite distal-interno de la pequeña cavidad sigmoidea, al cual se aproxima mucho.

El saliente lateral interno resulta como una expansión del pilar anterior y del otro pilar que existe en el cuello del olécranon. La cara lateral del hueso es muy cóncava bajo este saliente, lo que contribuye a destacarlo. En todo su contorno, como en el de la apófisis coronoides, se abren orificios a cierta distancia del borde articular, en su límite con la cara lateral.

El saliente lateral externo presenta dos zonas diferentes. Desde el pico olecraniano hasta el borde externo de la pequeña cavidad sigmoidea el saliente es una expansión ósea desde la cara, que también es muy cóncava en esta parte. A continuación es una expansión de una fuerte cresta anterior-lateral de la diáfisis, que se ensancha en sentido proximal sirviendo de refuerzo a la elevación lateral-distal de la pequeña cavidad sigmoidea, en modo semejante al ensanchamiento del pilar anterior en la apófisis coronoides. La cara lateral y distal de esa elevación ósea presenta una superficie muy irregular. Distalmente al borde articular, entre la cresta lateral y el pilar anterior, se forma una fosa que puede ser bastante acusada. Entre esta fosa y el extremo de la apófisis coronoides, se encuentra el área rugosa que se ha señalado.

Superficie articular.- Aparte de su amplitud, llama la atención la nitidez del borde en la mayor parte de su contorno y la regularidad de la superficie en general.

Se distinguen claramente las cavidades sigmoideas mayor y menor.

Cavidad sigmoidea mayor.- Presenta las dos caras típicas en la superficie articular, de las cuales una está en posición central e interna, y la otra en posición lateral-externa. Estas dos caras articulan con la tróclea y el cóndilo del húmero, respectivamente.

La superficie de inflexión entre ambas caras ocupa algo menos de la mitad proximal de la articulación. Se acusa esta inflexión por elevarse notablemente y con regularidad la superficie articular en sentido proximal y anterior, formándose un pico olecraneano de la cavidad articular perfectamente individualizado. La línea de separación de ambas superficies es la más cóncava de la cavidad articular; es muy regular, y se separa unos 25° en sentido proximal-externo de la dirección del pilar óseo anterior.

La prominencia ósea que resulta como consecuencia de la inflexión de ambas caras es una arista cóncava redondeada, poco elevada,

en correspondencia con la poca profundidad de la garganta de la tróclea que en ella articula.

En las proximidades de todo el borde del pico olecraneano la superficie articular es algo rugosa.

La cara central e interna es la más extensa de la articulación, siendo mayor que la cara externa más la pequeña cavidad sigmoidea. Cóncava toda ella según el plano frontal del hueso, es prácticamente plana en sentido transversal en la mayor parte de su extensión, haciéndose convexa al elevarse el pico olecraneano. La curvatura de la concavidad se acusa más en la mitad proximal, estando poco marcada en la mitad distal, que es más extensa, con lo cual la superficie articular resulta casi plana en la mitad coronoidea.

El borde libre de la cara central e interna es muy neto en todo su contorno, y muy regular. Está elevado en su parte distal con la apófisis coronoides, formando un arco regular de aproximadamente media circunferencia, en posición central, simétrico a ambos lados del plano sagital. Se continúa en sentido proximal por un arco más abierto, también regular, que forma un saliente lateral-interno y termina en el cuello del olécranon, en el que existe un pilar óseo al que hemos hecho referencia.

Sobre este pilar el borde acentúa su curvatura, hasta ser aproximadamente transversal el eje del hueso en el cuello del olécranon e incluso dirigirse algo en sentido distal. Esto es debido a que en esa zona el borde forma una inflexión, de modo que la foseta existente en el cuello puede hacer entrante más o menos agudo en la superficie articular. En el segmento que corresponde a la inflexión el borde es menos neto, algo rugoso y con finos orificios.

Desde el límite de la foseta, la superficie articular se eleva acusadamente en una curvatura uniforme y con un borde muy definido hasta el pico olecraneano. El borde forma un arco regular a ambos lados del pico, con una doble inflexión como consecuencia de que el pico avanza algo más en sentido distal que los bordes de las caras, formándose una escotadura en el borde articular.

La cara lateral-externa de la cavidad sigmoidea mayor es cóncava, regular, en forma de triángulo esférico, cuyos tres lados son: la inflexión proximal de la cavidad sigmoidea hasta el pico olecraneano, que

ya se ha descrito; la línea de separación con la pequeña cavidad sigmoidea; y el borde libre lateral.

La separación entre las cavidades sigmoideas mayor y menor forma un arco cóncavo, recto, casi perpendicular al eje del hueso, apartándose algo de la perpendicular en sentido distal. Tiene dos tramos diferenciados, de la misma extensión aproximada. La mitad mesial es una banda de superficie rugosa con finos orificios, que representa una discontinuidad entre las superficies articulares de las dos cavidades.

La mitad lateral es la línea de inflexión de ambas cavidades, sin discontinuidad en la superficie articular. Presenta una concavidad más acusada porque se eleva en sentido lateral-anterior, formando un pico lateral. Este pico se destaca aún mejor porque hacia él convergen los bordes laterales de ambas cavidades, formando una escotadura interna en el saliente articular.

El borde libre entre el pico olecraneano y el pico lateral es el más neto de toda la cavidad articular. Menos convexo en su parte media, acentúa su curvatura hacia los extremos. En el arco curvo próximo al pico lateral se sitúa el punto externo más saliente del hueso.

Pequeña cavidad sigmoidea.- Tiene forma elipsoidal aproximada, con el eje mayor sensiblemente perpendicular al eje del hueso. Alcanza distalmente el nivel de la apófisis coronoides. Es algo más extensa que la cara lateral de la cavidad mayor y, generalmente, algo más profunda, formando una cavidad bastante uniforme.

En cuanto a su contorno, se han descrito sus límites proximal y externo. Su límite distal está constituido por un borde elevado, que forma un saliente alargado. Su límite lateral-externo es un borde convexo, también saliente, que se continúa con el borde distal formando un ángulo redondeado.

El límite interno es la cara articular. Es una zona algo irregular del hueso. En general, la superficie articular, muy limpia en su mitad lateral, se va haciendo menos lisa, apareciendo orificios y fositas hacia la apófisis coronoides. La separación entre ambas superficies articulares es un diedro más o menos redondeado, continuación del que forma el pico olecraneano, y siempre más agudo que éste.

En la parte distal-interna de la pequeña cavidad sigmoidea, sobre la cara externa de la apófisis coronoides, se acusa más la irregularidad de la superficie, que puede dejar de ser articular.

## DIÁFISIS

Esta parte del cúbito se puede considerar delimitada por dos planos perpendiculares al eje del hueso que la separan de ambas extremidades. El plano proximal se sitúa en la apófisis coronoides, a continuación del área rugosa saliente lateral-externa que se ha señalado en ella. La posición del plano distal no se puede relacionar con algún accidente notable del hueso, ya que éste se va ensanchando de manera gradual hacia la extremidad distal; pero sí se puede señalar una zona en la que este ensanchamiento se acentúa, poco antes de alcanzar su máxima dimensión, y ahí se puede considerar que comienza la extremidad distal. El segmento así delimitado representa la cuarta parte o poco más de la longitud total del hueso.

Se distinguen en la diáfisis un amplio borde anterior; un borde posterior; y dos caras laterales. Estas caras se continúan por las extremidades proximal y distal, siendo las caras de la diáfisis una parte de las caras del hueso. Por mantener la unidad en la descripción, se describen en la diáfisis los dos bordes, anterior y posterior; y las dos caras del hueso en su totalidad.

**BORDE ANTERIOR.**- Es la superficie del pilar anterior. Convexo en su parte proximal; se va haciendo plano hacia la extremidad distal, llegando a ser cóncavo en ésta. Se advierte en él una arista redondeada desde la apófisis coronoides hasta casi la extremidad interna del hueso. Esta arista marca el límite de la cara lateral interna. El límite con la cara lateral externa lo constituye la cresta que sirve de refuerzo a la pequeña cavidad sigmoidea, que va a ser denominada cresta anterior-externa.

Esta cresta tiene dos partes, que forman un ángulo muy abierto en sentido posterior, con el vértice hacia el centro de la diáfisis. El tramo proximal es una cresta típica, destacada del hueso, de superficie más rugosa que el borde y la cara inmediatos. Desde el vértice se aparta algo del plano longitudinal del hueso en sentido lateral. La cresta se ensancha y se hace menos saliente hacia la extremidad distal. Presenta un borde anterior bien marcado, que es el límite de la cara externa; y otro borde lateral que va a unirse en la extremidad distal con una cresta lateral externa que luego se describirá.

Por lo tanto, el borde anterior resulta más extenso en su mitad proximal, en la que está orientado hacia la cara externa; sufre una inflexión y estrechamiento en el centro de la diáfisis; y se ensancha algo y se inclina en sentido interno hacia la extremidad distal.

**BORDE POSTERIOR.**- Es el borde del pilar posterior, que tiene en la diáfisis su zona más estrecha. Es convexo, algo aplastado a lo largo del pilar. Presenta un marcado labio interior que sirve de límite a la cara lateral del hueso, y un labio exterior menos acusado como límite de la cara externa.

**CARA INTERNA.**- Es notable por su extensión, por la uniformidad de su superficie y por la sencillez de su relieve, en contraste con otros huesos del miembro y con otras zonas del propio cúbito. En norma lateral tiene forma triangular, con un lado mayor convexo, que es el labio interno del pilar posterior; y dos lados casi rectos que hacen vértice en el límite de la zona articular de la apófisis coronoides. El mayor de estos lados es el borde del pilar anterior hasta casi el extremo del hueso; el menor sigue el límite articular de la cavidad sigmoidea y el pilar que continúa su borde en el olécranon hasta el tubérculo lateral.

Toda la cara es cóncava, siendo esta concavidad muy notable entre el borde de la cavidad sigmoidea y el pilar posterior, que son, además, dos estructuras salientes en sentido lateral. La cara presenta un cierto levantamiento hacia su mitad a nivel de la apófisis coronoides.

En el borde posterior de la cara, a nivel del último tercio de la cavidad sigmoidea, se origina una cresta que forma un ángulo de unos 25° con el borde. Se aparta de él un corto trayecto, hasta superar algo el comienzo de la diáfisis, haciendo saliente bajo la protuberancia que se acaba de señalar.

**CARA EXTERNA.**- Esta cara del hueso tiene una longitud poco menor que la interna, desde el tubérculo lateral externo del olécranon hasta el mismo nivel que la cara interna en la extremidad distal. Su forma es de una banda alargada. Cóncava también en su conjunto, no es tan regular como la cara interna. Como accidentes más notables presenta una extensa cresta y un canal; además, un segundo canal, menor, en la parte distal.

Se señalan los límites de la cara, y se describen en ella la cresta y los canales laterales.



Límites.- El límite proximal se puede fijar en la línea que une el pico olecraneano de la cavidad sigmoidea con el tubérculo lateral. Entre el borde del tubérculo lateral, muy irregular, y el borde de la cavidad sigmoidea, existen varias crestas oblicuas en la cara. La superficie es rugosa hasta el nivel del pico lateral de la cavidad.

El límite distal está al final del marcado canal que presenta esa extremidad.

El límite anterior lo constituye la cresta ya descrita que refuerza la pequeña cavidad sigmoidea, y el borde del saliente articular.

El límite posterior lo forma el labio externo del pilar posterior. Este labio es casi recto en la diáfisis, poco saliente del pilar, aunque bien marcado. Se hace más saliente bajo la pequeña cavidad sigmoidea hasta el tubérculo lateral, haciéndose más convexo y acentuando la concavidad transversal de la cara. Distalmente este borde se acerca al eje longitudinal y se eleva sobre la cara desde aproximadamente el nivel del vértice de la cresta anterior, formando un tubérculo alargado en la extremidad distal.

Cresta lateral.- La cara presenta una destacada cresta en forma de S muy alargada. Se inicia cerca del borde posterior, al nivel del pico lateral, dirigiéndose oblicuamente hacia la extremidad distal en ángulo muy pequeño. Luego sigue la dirección del eje principal en la parte central de la diáfisis, y a continuación se aleja del eje en sentido anterior, encontrándose con el borde lateral de la cresta anterior en la extremidad distal.

Canal lateral mayor.- Entre esta cresta y el saliente articular, primero, y la cresta anterior, después, se forma un notable canal. Es muy cóncavo, abierto en su parte proximal, con un ligero estrechamiento en su parte media; y termina en vértice, haciéndose menos cóncavo, en la extremidad distal. La superficie en todo el canal es muy lisa.

Canal lateral menor.- Entre la cresta lateral y el borde posterior queda una banda con una superficie poco cóncava hasta casi el final de la diáfisis, con multitud de finas estrías, como haces longitudinales. Luego esta banda se estrecha al destacarse el borde del pilar anterior, y toma la forma de un canal cóncavo al comienzo de la

segunda inflexión de la S. La superficie se hace lisa en este canal, el cual se va ensanchando suavemente hacia la extremidad distal, a la que se dirige en sentido oblicuo anterior.

La cresta anterior-externa, en su parte distal, se ensancha notablemente. Presenta una arista mediana que se ha considerado el límite de la cara. Entre esta arista y el borde lateral de la cresta, que constituye el límite anterior del canal mayor lateral, queda una banda de superficie algo rugosa, ensanchada en la extremidad distal.

Dado que ambas caras laterales son cóncavas, el hueso presenta una banda de mínimo espesor entre las superficies externa e interna, lo cual ocurre a lo largo del canal mayor externo y en su prolongación proximal. Es llamativa la aproximación de las caras, llegando a ser de unos 5 mm. a nivel del pico lateral de la cavidad articular, con valores de 8 a 12 mm. a nivel de la cavidad articular y comienzo de la diáfisis.

---

### EXTREMIDAD DISTAL

Se presenta en su conjunto como un ensanchamiento de la diáfisis, con una prolongación terminal en la que se sitúa la superficie articular para el piramidal. Tiene una longitud poco menor que la diáfisis, con los límites que se han considerado.

El ensanchamiento de la diáfisis en la extremidad no es uniforme. Se ensanchan varias de sus estructuras longitudinales, que forman salientes o tubérculos alargados, separados por canales o superficies cóncavas. Los salientes más notables son: un amplio tubérculo posterior y un saliente lateral externo, ambos como resultado del ensanchamiento del pilar posterior; y un saliente anterior, resultado del ensanchamiento de la cresta lateral-externa.

Se describen en la extremidad distal el pilar y el tubérculo posterior; el saliente externo; el pilar y saliente anterior; las caras interna y externa; y el saliente terminal, con la superficie articular.

PILAR Y TUBÉRCULO POSTERIOR.- El mayor ensanchamiento de las estructuras de la diáfisis en la extremidad distal corresponde al pilar posterior, que forma en ella una

especie de bulbo. Hacia la cara interna se destaca menos, porque toda la cara hace saliente en sentido lateral; el borde del pilar va perdiendo su relieve y acaba formando una superficie plana con la cara.

El borde posterior del pilar se ensancha y forma un grueso tubérculo posterior, redondeado, de superficie rugosa en su contorno distal y externo, con finas estrías y orificios bastante grandes; en su parte más saliente, la superficie es menos rugosa, sin orificios.

SALIENTE EXTERNO.- Es también resultado del ensanchamiento del pilar posterior: el borde externo del pilar se eleva, como se ha indicado anteriormente, y forma un extenso tubérculo externo en la extremidad. Entre este tubérculo y el posterior se forma un canal, en la dirección del eje del hueso.

La parte más saliente del tubérculo presenta una superficie bastante lisa. Desde esta zona el tubérculo se va ensanchando y su superficie se hace rugosa, terminando en una foseta hacia su extremo distal.

PILAR Y SALIENTE ANTERIOR.- El pilar anterior y la cresta anterior-exterior se ensanchan en la extremidad distal.

Saliente anterior.- La cresta forma un tubérculo alargado semejante al saliente externo: de parecidas dimensiones, presenta también una superficie más lisa en su parte más saliente, y luego se va ensanchando y su superficie se va haciendo más rugosa. Al final del saliente, y antes de la superficie articular, se forma una amplia fosa que se abre en sentido distal-anterior-externo, con una superficie bastante lisa.

Este saliente alargado viene a ser paralelo al eje del hueso, algo desplazado del plano medio en sentido externo, y se eleva hasta ser la parte más saliente del hueso en sentido anterior; por esto se le ha denominado saliente anterior. Una vez alcanzada su máxima elevación, su borde anterior se curva en sentido interno y se prolonga en un tramo recto hasta el ángulo anterior de la carilla articular terminal, aproximadamente en el plano frontal del hueso.

Pilar anterior.-El borde del pilar anterior, convexo en la diáfisis, se va aplanando y llega a hacerse cóncavo en la extremidad, con una superficie menos lisa que en la diáfisis.

Queda así como una cara alargada, inclinada hacia el lado interno. Su borde externo es el borde interno del saliente anterior. Su borde interno es una arista redondeada que lo separa de la cara interna. Esta arista se hace más aguda y toma forma de cresta en la zona más ensanchada de la extremidad; luego pierde su relieve, uniéndose al borde del saliente anterior. Se forma así un vértice redondeado, que es el extremo distal del borde del pilar. Este vértice se une por una arista con el borde articular terminal, arista que es continuación del borde del saliente anterior.

Entre el límite distal del borde y la superficie articular terminal se señala una depresión de superficie bastante lisa, continuación de la fosa terminal, pero separada de ella por un resalte de superficie rugosa. En la depresión existen finas estrías transversales, que se continúan sobre la arista terminal anterior y se abren en abanico, difuminándose, en el final de la cara interna y el comienzo del tubérculo terminal.

CARA EXTERNA.- Ya se han descrito las estructuras que se encuentran en las caras interna y externa de la extremidad. Se señala ahora la configuración de las mismas.

La extremidad distal, en norma lateral externa, presenta una sucesión de estructuras longitudinales. Al comienzo de la extremidad, se advierten los siguientes accidentes, a partir del borde posterior:

- 1)- borde posterior;
- 2)- comienzo de la elevación del labio externo del borde, que empieza a formar el saliente lateral externo;
- 3)- zona algo cóncava entre el saliente lateral y la cresta lateral, que es el comienzo del canal terminal externo;
- 4)- cresta lateral en S de la cara externa del hueso, que va perdiendo relieve;
- 5)- canal lateral del hueso;
- 6)- cresta lateral anterior, que empieza a ensancharse, a elevarse y a dirigirse hacia el plano medio del hueso, formando el saliente anterior;
- 7)- borde del pilar anterior, aún convexo, que se va haciendo plano.

Cerca del extremo del hueso se produce el máximo ensanchamiento de la extremidad, por coincidir aproximadamente al mismo nivel el máximo desarrollo del tubérculo posterior, del saliente lateral y del saliente anterior. A este nivel se advierten los siguientes accidentes; a partir del borde posterior:

- 1)- tubérculo posterior;
- 2)- zona algo cóncava, con orificios grandes, entre el tubérculo y el saliente lateral;
- 3)- saliente lateral;
- 4)- canal terminal;
- 5)- vértice en que se unen la cresta lateral y el saliente anterior, que es también el final del canal lateral;
- 6)- saliente anterior. No es visible el pilar anterior, funcionalmente sustituido por el saliente anterior.

A partir de este nivel, la extremidad se estrecha, y acaba en la prolongación que constituye el saliente terminal.

Es visible en esta norma la superficie articular.

CARA INTERNA.- Presenta un relieve poco marcado, mucho menos que la cara externa, y una configuración muy sencilla.

En norma lateral interna, se advierten las siguientes estructuras al comienzo de la extremidad, a partir del borde posterior:

- 1)- tubérculo posterior;
- 2)- labio interno del pilar posterior;
- 3)- cara interna, cóncava en sentido transversal y en sentido longitudinal, ya que la extremidad y el tubérculo distal se desplazan en sentido interno;
- 4)- cresta aguda entre la cara y el pilar anterior;
- 5)- borde del pilar anterior, ensanchado y aplanado;
- 6)- borde del saliente anterior.

El labio del pilar posterior va perdiendo su relieve en la extremidad y acaba difuminándose en la cara interna.

La cara se va haciendo menos cóncava hacia la parte distal, y se hace convexa antes del saliente terminal, referida a su sección transversal.

**SALIENTE TERMINAL.-** Al final de la extremidad se destaca un amplio saliente, bastante bien delimitado por una depresión en casi todo su contorno. En él se distinguen dos tubérculos, externo e interno.

**Tubérculo terminal externo.-** Se forma en la continuación del saliente externo. Tiene forma redondeada, alargada, casi como un semicilindro corto, cuyo eje está muy inclinado, más de  $45^\circ$ , respecto al plano principal del hueso. Su superficie es muy lisa en su zona terminal.

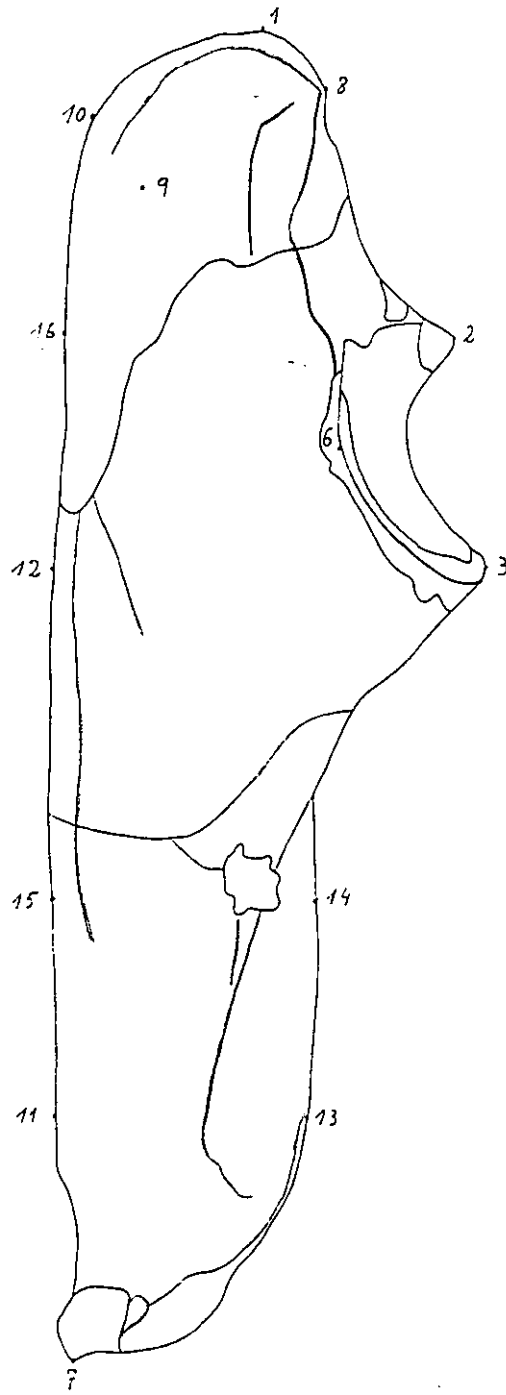
El tubérculo se eleva desde la foseta terminal del saliente externo; desde la fosa distal antero-externa; y desde la foseta distal posterior-externa. Esta foseta se forma entre el tubérculo, el borde posterior y el borde de la carilla articular terminal. Es menos extensa que la fosa anterior-externa. Su superficie presenta finas estrías transversales.

**Tubérculo terminal interno.-** Es como una continuación, ensanchada, del externo. Hace saliente en sentido distal-interno, en forma de cuña de borde redondeado. Tiene un contorno convexo en su mitad interna, desde la arista anterior-lateral hasta la foseta posterior. Este contorno, sobre la cara interna, forma un reborde muy liso, como una superficie articular. En toda la banda convexa entre la cara y el saliente hay algunos orificios, y estrías transversales en ambos extremos.

El tubérculo está truncado por la cara articular para el piramidal, plana en su mayor parte, algo cóncava hacia el tubérculo externo, de superficie muy limpia. La cara se inclina unos  $15^\circ$  en sentido externo, y algo menos en sentido anterior. Su borde es muy fino en el tubérculo y la fosa terminal; y más ensanchado, con contorno rugoso, en el resto. La carilla articular es de forma aproximada ovoidea, más amplia hacia el borde interno, con el eje mayor en dirección perpendicular al plano principal del hueso.

CÚBITO - PUNTOS OSTEOMÉTRICOS

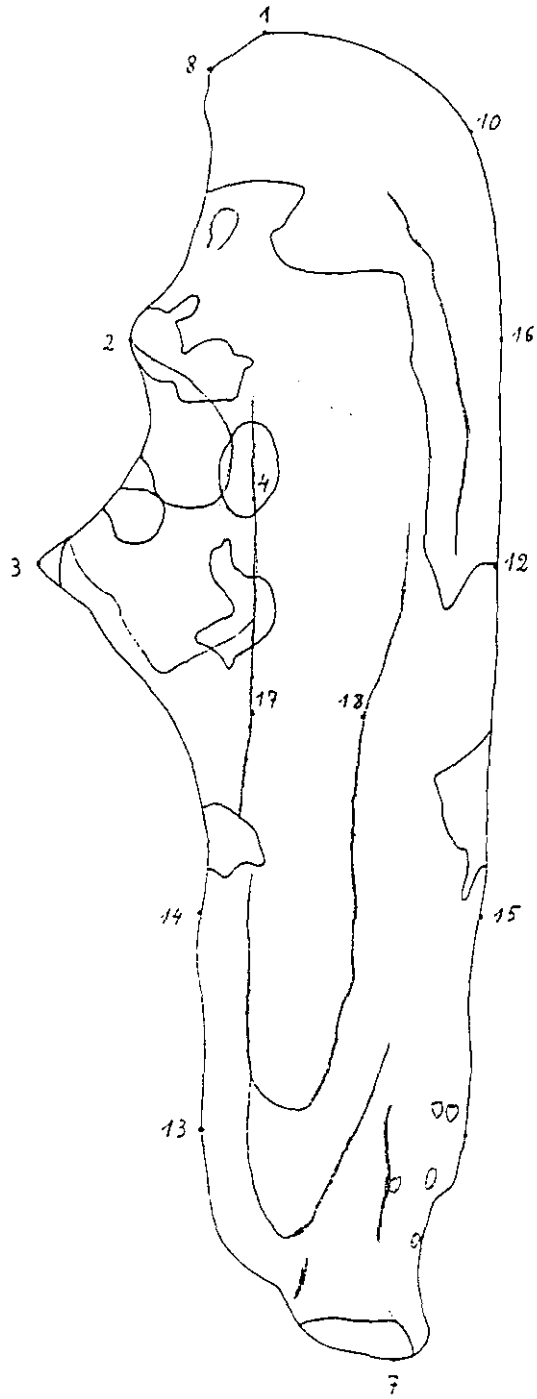
- 1.- Extremo proximal del olécranon.
- 2.- Punto más saliente del pico olecraniano.
- 3.- Punto más saliente de la apófisis coronoides.
- 4.- Punto más saliente lateral-externo del hueso. Está entre las dos áreas de la cavidad sigmoidea.
- 5.- Punto más distal de la cavidad sigmoidea.
- 6.- Punto más saliente lateral-interno del hueso. Está en el borde articular de la cavidad sigmoidea.
- 7.- Extremo distal del hueso. Está en el borde de la carilla articular distal.
- 8.- Punto más saliente anterior del extremo del olécranon.
- 9.- Punto más saliente lateral-interno del olécranon.
- 10.- Ángulo del olécranon. En este punto termina el área de inserción del triceps.
- 11.- Punto más saliente del tubérculo posterior distal.
- 12.- Punto más externo de la carilla articular distal.
- 13.- Punto sobre el borde anterior situado al mismo nivel que el punto 11, según el eje del hueso.
- 14.- Punto en que la cresta lateral alcanza el nivel del borde anterior.
- 15.- Punto sobre el borde posterior situado al mismo nivel que el punto 14, según el eje del hueso.
- 16.- Punto sobre el borde posterior situado al mismo nivel que el punto 2, según el eje del hueso.
- 17 y 18.- Puntos de los bordes anterior y posterior, respectivamente, del canal lateral principal, en el nivel en que éste es más estrecho, al comienzo de la diáfisis.

CÚBITO - PUNTOS OSTEOMÉTRICOS. CARA INTERNA

izquierdo



### CÚBITO - PUNTOS OSTEOMÉTRICOS, CARA EXTERNA



izquierdo

CÚBITO - MEDIDAS

Valores en milímetros, en las piezas indicadas al comienzo de cada columna, entre los puntos señalados al comienzo de cada fila.

piezas	<i>Scelidothorium</i>		<i>Scelidothorium</i>		<i>Scelidodon</i>		<i>capellinii tarijensis</i>	
	413	467	<i>carlesi</i>	<i>bravardi</i>				
	d	d	d	i	d	i	d	i
puntos								
1-7	≈337	≈370		377	336	342	≈434	434 481
2-3	88	≈91						
2-4	53	≈55						
2-5	98	≈94		77				
2-16	93	100		99	89	91	≈105	110
3-4	90	92						
3-12		113		117	117			
4-5	37	≈49						
7-12		43						56
anchura máxima de la faceta		32						52
8-9	54							
8-10	83							
9-10	56							
11-13		73		≈69	≈68	77	78	89
pilar posterior, transversal en 11		46						
pilar posterior, transversal en 12		25		33				
pilar anterior, transversal máximo (aproximadamente en 13)		41						
pilar anterior, transversal mínimo (aproximadamente en 14)		30.5		30				
14-15	65	76		≈59				85
pilar posterior, transversal en 15 (mínimo)		21		26				
pilar posterior, transversal en 16		34						
17-18	≈20	27						
grosor de la lámina de la diáfisis, mínimo		≈9.5		≈5.5				

**RADIO****ÍNDICE**

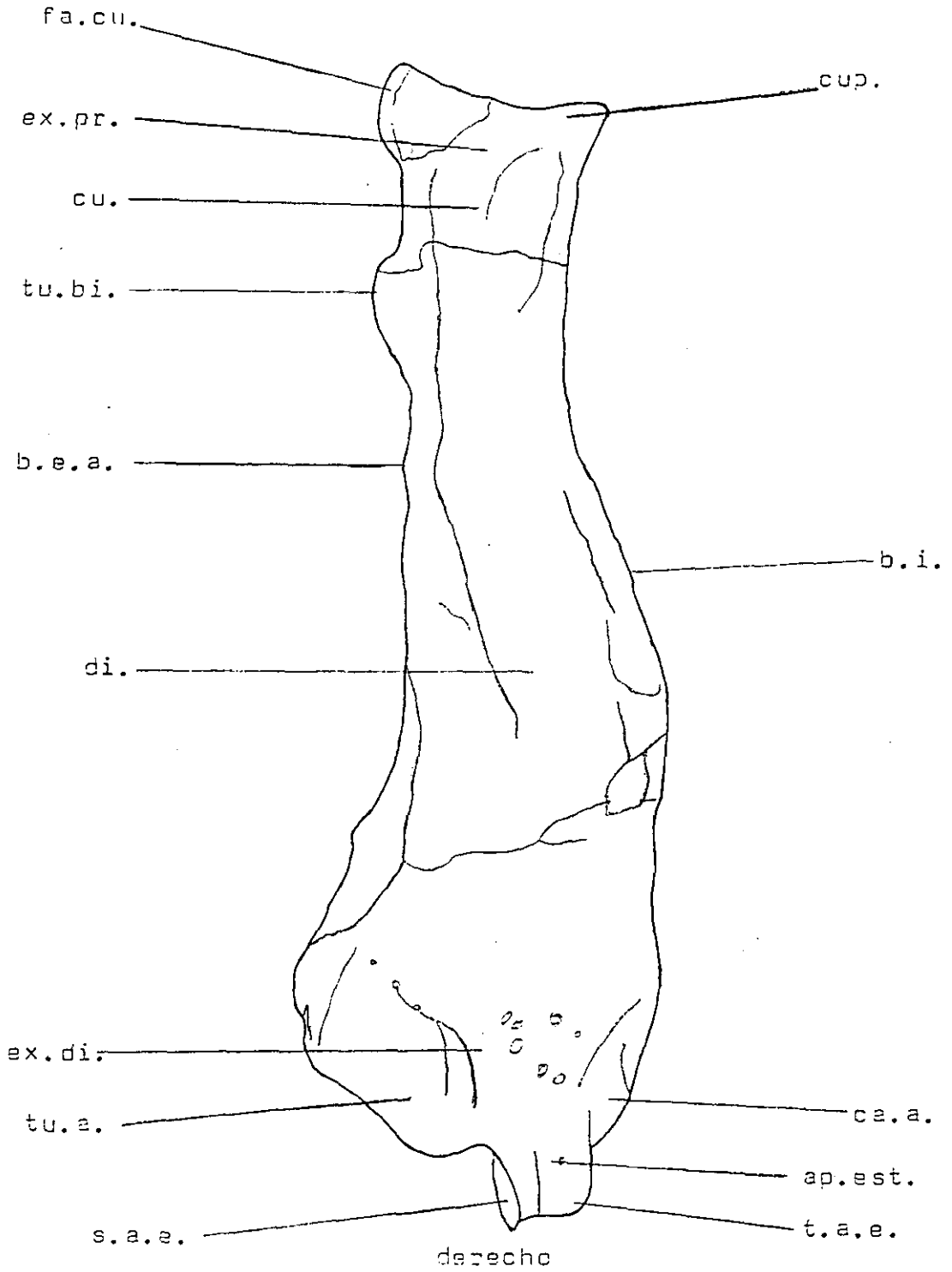
MATERIAL	151
FOTOGRAFÍAS: 414 y 568, caras anterior y posterior. Lám. X	515
cara externa, borde interno,	
normas proximal y distal. Lám. XI	517
FIGURAS: accidentes, cara anterior	152
cara posterior	153
leyenda	154
DESCRIPCIÓN BÁSICA	155
EXTREMIDAD PROXIMAL	155
Cuello del radio	156
Cabeza articular	156
Cúpula articular	156
Superficie articular	156
Faceta articular para el cúbito	157
DIÁFISIS	157
Borde interno	157
Borde externo anterior	158
Borde externo posterior	158
Cara anterior	159
Crestas y zonas	159
Cara posterior	160
Parte proximal	160
Tubérculo bicipital	160
Parte distal	161
Crestas y bandas	161
Cara externa	162
EXTREMIDAD DISTAL	162
Límites	163
Cara anterior	163
Cara posterior	164
Apófisis estiloides	164
Superficie articular lateral	164
Superficie articular terminal	165
Superficie articular principal	165
Superficie articular de la apófisis estiloides	166

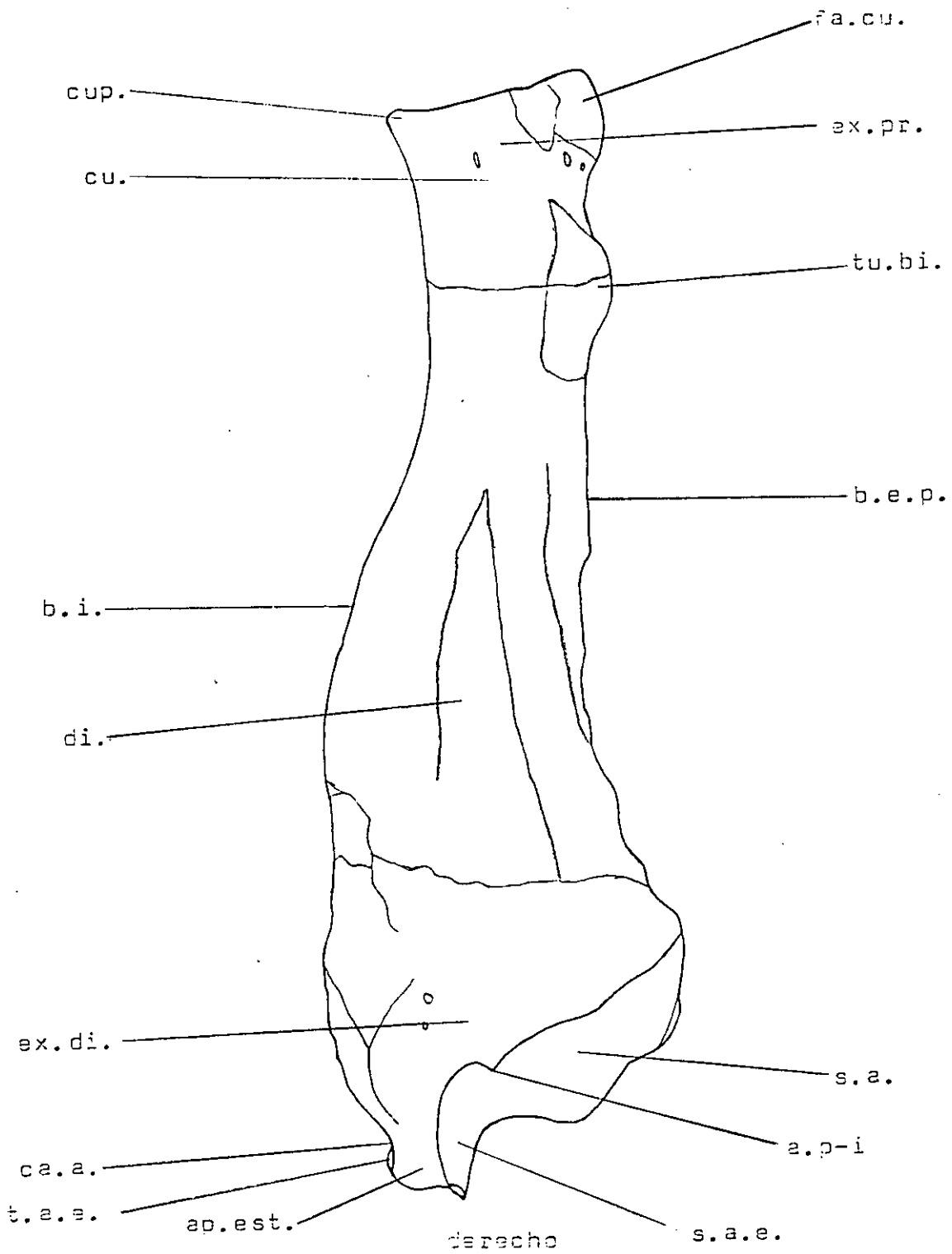
MEDIDAS: Puntos osteométricos, definición	168
cara anterior	169
cara posterior	170
Medidas	171

---

### RADIO - MATERIAL

- 1) 6, vitr. 25. *Scelidothorium bravardi*, montado. Dcho., completo.
- 2) Idem. Izq., completo.
- 3) 7, vitr. 41. *Scelidothorium carlesi*, montado. Dcho., completo.
- 4) Idem. Izq., completo.
- 5) 10, vitr. 26. *Scelidodon capellinii*, montado. Dcho., casi completo. Reconstruido.
- 6) Idem. Izq., completo.
- 7) 728, vitr. 1. *Scelidodon tarijensis*, montado. Izq., completo.
- 8) 414, vitr. 21. Dcho., completo.
- 9) 568, vitr. 9. Izq., casi completo. Reconstruido.
- 10) 560, vitr. 18. Dcho. Extremidad proximal y parte de la diáfisis.

RADIO - ACCIDENTES, CARA ANTERIOR

RADIO - ACCIDENTES, CARA POSTERIOR

RADIO - LEYENDA CARAS ANTERIOR Y POSTERIOR

- a. p-i - ángulo postero-interno de la superficie articular terminal
- ap. est. - apófisis estiloides
- b. e. a. - borde externo anterior
- b. e. p. - borde externo posterior
- b. i. - borde interno
- ca. a. - canal anterior
- cu. - cuello del radio
- cup. - cúpula articular
- di. - diáfisis
- ex. di. - extremidad distal
- ex. pr. - extremidad proximal
- fa. cu. - faceta para el cúbito
- s. a. - superficie articular principal
- s. a. e - superficie articular de la apófisis estiloides
- tu. a. - tubérculo anterior de la apófisis estiloides
- tu. a. e. - tubérculo anterior de la apófisis estiloides

## **RADIO - DESCRIPCION BASICA**

En el radio de los escelidoterios se distinguen los elementos estructurales propios de los Mamíferos, no modificados por fusión con el cúbito en ninguna zona. No obstante, sus características son intermedias entre las que presentan habitualmente los radios libres y los radios soldados en los diversos Órdenes. Es, desde luego, un hueso largo típico, con una extremidad proximal, un cuerpo o diáfisis, y una extremidad distal; pero es muy corto, y la extremidad distal presenta un gran desarrollo.

Articula con el húmero en el extremo proximal; con el cúbito en la parte lateral-proximal; con el piramidal en la parte lateral-distal; y con el escafoides y semilunar en el extremo distal.

Para su descripción se considera como posición normal la de pronación.

Todo el hueso está aplastado en sentido antero-posterior, y su sección es básicamente triangular en toda su longitud desde el cuello a la extremidad distal, teniendo por tanto forma aproximada de pirámide truncada de base triangular que se va estrechando hacia la extremidad proximal.

Por tanto, presenta tres caras y tres bordes: una cara menor, que conserva aproximadamente la misma anchura en toda su longitud, en posición lateral-externa; dos caras, anterior y posterior, más ensanchadas hacia el extremo distal; un borde más agudo, interno, en la unión de las caras anterior y posterior; y dos bordes externos, anterior y posterior. Presenta el radio dos ligeras curvaturas, una de convexidad posterior y otra de convexidad externa.

Se describen la extremidad proximal o cabeza del radio; la diáfisis; y la extremidad distal.

---

### **EXTREMIDAD PROXIMAL**

Es un ensanchamiento crateriforme del hueso, algo alargado, saliente de la diáfisis proximal en todo su contorno. Está excavado en su extremo proximal, formando la cúpula articular para el cóndilo del húmero. Lateralmente presenta una superficie articular para el cúbito.



Se describen en la extremidad proximal el cuello; la cabeza articular; y la superficie articular para el cúbito.

**CUELLO DEL RADIO.**- Es la zona estrechada de la diáfisis en donde comienza el ensanchamiento de la extremidad proximal. La constricción se marca bien sobre la tuberosidad bicipital, pero no se distingue estructuralmente del resto del hueso. En esta zona la superficie es aún rugosa y con pequeños orificios, carácter que va desapareciendo hacia el nivel de la tuberosidad bicipital.

La sección de la diáfisis es en el cuello menos triangular que en el resto del hueso, por ser cóncava a este nivel la cara anterior, y ensancharse bastante el borde interno por redondearse su arista. Además, hace saliente en la proximidad de este borde, sobre la cara anterior, una cresta que se dirige en sentido distal paralela al borde, primero, y que casi desaparece después, elevándose luego oblicuamente hacia el borde interno, ya rebasada la tuberosidad bicipital.

**CABEZA ARTICULAR.**- Tiene forma de copa. Las paredes son rugosas y con numerosos orificios. Son cóncavas en sentido longitudinal en todo su contorno, excepto en la superficie de articulación con el cúbito. Termina en la cúpula articular o cavidad glenoidea para el cóndilo del húmero.

**Cúpula articular.**- Es de forma aproximadamente elipsoidal, algo alargada en correspondencia con el aplastamiento general del hueso, aunque ésta es la parte en que menos se acusa. Presenta un borde muy bien marcado en todo su contorno.

Ahora bien, el borde no está en un plano, que sería aproximadamente transversal al eje del hueso, sino que presenta salientes respecto a ese plano. Hay un saliente pronunciado hacia el borde interno, un poco desplazado su vértice hacia la cara anterior; dos salientes menos marcados hacia ambos ángulos de la cara externa, en la zona del borde de la articulación cubital; y un ligero saliente sobre la cara anterior.

**Superficie articular.**- Es cóncava, muy regular en casi toda su extensión, bastante profunda. En la zona marginal entre el saliente interno y el saliente posterior lateral inferior, la superficie rebaja su convexidad en una inflexión que termina en el borde de la articulación en un plano perpendicular al del plano principal, o incluso inclinado en dirección distal, formándose un ligero saliente convexo cerca del borde.

**FACETA ARTICULAR PARA EL CÚBITO.-** Es una superficie articular muy neta, convexa, de forma aproximada de media luna. La convexidad es muy uniforme en cualquier dirección, de modo que esa media luna es prácticamente parte de una superficie esférica. Se sitúa en la parte proximal-externa del hueso.

El borde superior es muy agudo, en ángulo con la superficie de la cavidad glenoidea, y se extiende desde la continuación del borde lateral-externo anterior hasta sobrepasar algo la continuación del borde lateral-externo posterior, aproximadamente hasta el nivel del borde interno de la tuberosidad bicipital. Este borde superior presenta dos salientes hacia los extremos; entre ellos queda una ligera concavidad que ocupa más de la mitad del borde.

El borde inferior forma un arco continuo, cóncavo hacia el borde superior. Presenta una inflexión, al ser más corta la rama ascendente anterior que la posterior, con lo cual la superficie articular tiene un extremo más ensanchado, obtuso, hacia el borde lateral anterior, y un extremo agudo hacia la cara posterior. Este borde inferior es neto y hace saliente sobre el cuello. En la concavidad que se forma distalmente al borde, se abren varios orificios, mayores que en resto de las paredes de la extremidad proximal.

---

### DIÁFISIS

Presenta los caracteres básicos comunes en los Mamíferos, aunque modificados por ser la diáfisis ensanchada, de sección triangular, y mucho más gruesa en su extremo distal que en el proximal.

Se describen en ella los tres bordes y las tres caras que se han señalado anteriormente.

**BORDE INTERNO.-** Es el mejor marcado en la diáfisis y en el hueso, ya que se continúa en la extremidad proximal hasta el borde de la cúpula articular, un poco en posición posterior respecto al saliente más destacado de este borde.

En su primer tercio es redondeado y liso, hasta que esta estructura es sustituida por una cresta muy definida que se levanta oblicuamente desde la cara anterior.

La cresta se origina en el comienzo de la cara anterior; desciende con muy poco relieve paralela al eje del hueso por la parte interna de la cara; y se dirige hacia el borde a nivel del final de la tuberosidad bicipital. En este trayecto oblicuo la cresta se hace doble, con dos líneas salientes muy netas separadas por una depresión. Hacia el centro del hueso estas líneas se unen y se forma un saliente sobre la cara posterior, en forma de un vértice muy obtuso. El lado distal del vértice, es decir, la continuación del borde, es mucho más ensanchado, en forma de arco, cóncavo hacia la cara posterior, de superficie muy rugosa, especialmente en la parte distal.

En esta parte ensanchada del borde se advierte primero una zona algo más ancha aún, cuya parte proximal hace saliente sobre la cara posterior. Es como un tubérculo alargado, arriñonado, cóncavo hacia la cara posterior. Ocupa una tercera parte del arco distal. Luego sigue el borde ancho, rugoso, incluso con numerosos orificios pequeños en el tercio distal. Al final se ensancha e invade algo la cara posterior, con un reborde bien marcado en su tercio distal, saliente sobre esta cara.

Aquí termina el borde de la diáfisis. El hueso continúa por la apófisis estiloides, en la extremidad distal. Esta apófisis está separada del borde que se ha descrito por un ancho canal, inclinado más de  $45^\circ$  respecto al eje del hueso, inclinado en sentido proximal-central a distal-interno.

**BORDE EXTERNO ANTERIOR.-** Comienza en el borde articular de la cúpula, en el punto en que empalma con la faceta articular para el cúbito; y se continúa por el cuello y la diáfisis.

Es redondeado hasta el nivel de la mitad de la tuberosidad bicipital, bien marcado por ser la cara superior cóncava a partir de él en esa zona. Luego se ensancha en una zona finamente rugosa, y se continúa en una corta zona lisa también ensanchada. Sigue una zona rugosa saliente hacia la mitad del hueso, que se hace más lisa en el último tercio, cóncava en sentido externo, elevándose en sentido anterior-externo para alcanzar el vértice externo superior del grueso tubérculo trapezoidal que se eleva sobre la cara anterior de la extremidad distal.

**BORDE EXTERNO POSTERIOR.-** Comienza en el cuello, en una línea paralela al eje del hueso desde el borde de la faceta cubital hasta el extremo proximal de la tuberosidad bicipital. Sigue luego el borde anterior de esta tuberosidad, y continúa poco marcado en una

zona lisa, hasta la mitad del hueso. La mitad distal es una cresta, recta hasta casi el borde articular de la extremidad distal, que al final se dirige en sentido posterior-externo, en arco divergente del borde anterior.

Desde la tuberosidad bicipital hasta el final, el borde es cóncavo en sentido externo.

CARA ANTERIOR.- Es cóncava en su parte proximal, entre el borde externo, bien marcado, y el tramo paralelo al eje del hueso de la cresta que luego se hará oblicua y formará el borde interno. Entre esta cresta y el borde interno queda una zona lisa y redondeada.

Desde el borde externo, en la mitad distal de la tuberosidad bicipital, se extiende una banda rugosa que atraviesa casi transversalmente la cara externa y el borde anterior, estrechándose y terminando sobre la cara anterior en un pequeño tubérculo.

A partir de esta zona rugosa se origina una cresta oblicua en sentido interno, paralela a la cresta del borde interno, también convexa, y que acentúa su curvatura hacia el extremo distal, terminando en el vértice proximal-interno del tubérculo trapezoidal de la extremidad distal. Este punto es el más prominente de esta cara. La cresta, por tanto, es oblicua en sentido interno en casi dos tercios de su longitud; luego forma la convexidad aproximadamente paralela a la del borde interno; y termina siendo oblicua en sentido anterior-externo, es decir, divergente en doble sentido del borde interno.

La cara anterior queda así dividida en dos zonas de muy diferente extensión. La zona menor es la que se extiende entre esta cresta y el borde lateral anterior. Es notablemente lisa, estrechada hacia arriba, y cóncava en sentido lateral-anterior, alabeándose hasta quedar prácticamente cóncava en sentido anterior.

La zona mayor, entre la cresta oblicua y el borde interno, es una larga banda curva, convexa también en sentido lateral-externo, que se continúa hasta la cabeza del radio. En esta banda se distinguen varias áreas, separadas por crestas, por cambios en la rugosidad, o por aristas diédricas de cambios de orientación en superficies contiguas. Así se ha señalado que la cara anterior es cóncava al comienzo, hasta el pequeño tubérculo dorsal superior. Una arista curva, poco marcada, cóncava exteriormente, desde el cuello anatómico hasta el tubérculo, es el límite entre la zona cóncava y la zona plana siguiente.

Esta área plana tiene forma triangular, con la base a lo largo de la cresta oblicua interna, y el vértice hacia el tubérculo externo anterior. El lado distal lo marca una línea ligeramente saliente que va oblicuamente desde el tubérculo hacia la cresta interna, a la que no alcanza porque se continúa con otra cresta, paralela a la externa, que ocupa aproximadamente el tercio central del hueso. Ambas crestas convergen al final, porque el reborde anterior del borde interior forma un ángulo en V muy abierta, con el vértice hacia afuera, y el lado distal un poco entrante en la cara anterior.

A continuación de la zona lisa triangular, toda la banda es notablemente rugosa, con relieve sin especial orientación. Pero al entrar en el tercio distal del hueso se señalan una serie de finas crestas paralelas oblicuas a la banda en sentido proximal-distal desde la cresta oblicua secundaria, un poco antes de su unión al reborde anterior, hacia el tubérculo externo de la extremidad distal.

La parte final de esta banda está orientada aproximadamente en sentido del eje del hueso. Es cóncava, en forma de canal poco profundo. Un poco antes del final de este canal presenta una zona con numerosos orificios.

Aún es destacable en la cara anterior el neto canal con que termina ésta entre el borde interno y el tubérculo de la apófisis estiloides, como se ha señalado al describir el borde interno.

CARA POSTERIOR.- Para hacer la descripción, se van a distinguir dos partes en la cara: una parte proximal, que ocupa aproximadamente el primer tercio de la cara, con el tubérculo bicipital como accidente más notable; y una parte distal, en la que se diferencian varias crestas de poco resalte y zonas entre ellas.

Parte proximal.- En toda esta parte, la superficie es notablemente lisa.

En el centro de esta parte se destaca el tubérculo bicipital, prominente, truncado por una superficie rugosa algo convexa. Esta superficie presenta un borde externo convexo que es parte del borde lateral posterior, y un borde interno muy poco cóncavo; por tanto, tiene una forma algo arriñonada.

En este primer tercio, aparte de la zona redondeada próxima al borde interno, la cara es ligeramente cóncava, por la elevación del tubérculo.

De los vértices superior e inferior del tubérculo bicipital parten sendas crestas redondeadas oblicuas hacia el centro de la cara. La superior alcanza el borde articular proximal, después de ir casi paralela al borde de la faceta articular cubital. La inferior es menos neta, pero más robusta. Alcanza el centro de la cara hacia el límite del primer tercio del hueso.

Parte distal.- En los dos tercios distales la cara se va ensanchando. Presenta una superficie finamente rugosa, en la que se marcan varias áreas separadas por crestas de poco relieve.

Existe una primera cresta paralela al borde externo posterior, ligeramente cóncava hacia afuera, como él, desde casi el comienzo del segundo tercio del hueso hasta que la cara se curva al ensancharse el hueso en la extremidad distal. Esta cresta es más bien un escalón entre la superficie central, más saliente, y la marginal, inclinada hacia el borde. Esta banda marginal viene a ser continuación de la superficie proximal, pero presenta finas estrías longitudinales y algún pequeño saliente en su primera mitad. Luego es más lisa, especialmente al final.

Existe una segunda cresta desde el comienzo de la primera, aproximadamente paralela al borde interno, también ligeramente cóncava en sentido lateral-externo, y en forma de escalón de la superficie interna hacia el área central. Esta cresta alcanza sólo un tercio de la longitud desde su origen hasta la extremidad de la apófisis estiloides, hacia la que está dirigida. La superficie entre ambas crestas es finamente estriada, pero en sentido transversal.

La banda marginal entre esta segunda cresta y el borde interno es más ancha que la externa. Al comienzo es lisa, pero se va haciendo rugosa, estriada también en sentido transversal, aunque menos claramente que el área central. Al terminar la cresta central, ambas superficies se confunden y se hacen más lisas, pero en la zona próxima a la cresta externa se mantiene la estriación transversal, atenuándose hacia el final.

Cerca del borde interno se señala otra área, entre el reborde posterior de ese borde y una cresta que se origina en el extremo distal del tubérculo central del borde, sobre la cara posterior, de modo que viene a ser la continuación del borde cóncavo de ese tubérculo. Esta cresta se dirige algo oblicuamente hacia la cara en su primera mitad; en su mitad distal, forma un arco entrante en la cara, convexo hacia ella, enfrentado con el arco más cóncavo hacia la cara que forma el reborde distal. En esta área la superficie es rugosa.

Aún se marca otra zona en la parte distal de la cara, ya en la extremidad distal. Existe una cresta poco marcada desde el ángulo externo de la extremidad distal hasta el arco entrante en la cara posterior de la cresta lateral interna, casi perpendicular al eje del hueso en sentido proximal-interno a distal-externo. La superficie entre esta cresta y la parte distal de la cresta lateral interna hacia el borde articular es rugosa, con algunos orificios, y estriada en sentido longitudinal.

CARA EXTERNA.- En el primer tercio es más ancha y lisa que en el resto de su extensión. El borde saliente de la tuberosidad bicipital ocupa una posición central en esa zona.

En el segundo tercio es estrecha, en forma de canal muy rugoso entre ambos bordes laterales.

En el tercio final se ensancha y su superficie se hace más lisa. Entre ambos bordes divergentes aparece otra cresta, desde la mitad del tercio distal del borde posterior hasta alcanzar el tubérculo trapezoidal en posición algo posterior al punto en que lo hace el borde anterior. Se forma una superficie triangular irregular en parte ya sobre la cara externa de la extremidad distal, con un vértice en posición proximal en una zona rugosa, y la parte distal del triángulo en forma de superficie lisa cóncava.

---

### EXTREMIDAD DISTAL

El rasgo más llamativo de esta parte del hueso es su ensanchamiento en sentido anterior y posterior, para servir de soporte a una gran superficie articular distal.

Se fijan los límites de la extremidad, como cuestión previa. A continuación se describen las dos caras, anterior y posterior; la apófisis estiloides; la superficie articular lateral; y la superficie articular terminal.

Límites.- No existe una separación definida entre la diáfisis y la extremidad distal, y de hecho hemos mencionado varias estructuras de la diáfisis que se continúan hasta el final del hueso.

Para hacer su descripción, podemos considerar los límites de la extremidad en una línea que recorre el canal que existe en la cara anterior entre el borde interno y la apófisis estiloides; continúa por la cara en la zona con orificios hacia el extremo del canal central; y sigue por la base del tubérculo trapezoidal hasta el borde externo anterior.

Sobre la cara lateral, la línea de separación es oblicua hacia el borde externo posterior por el límite entre la zona más rugosa proximal y el área más lisa terminal de la cara, quedando esta área en la extremidad distal.

En la cara posterior, la línea de separación es paralela al borde articular hasta una pequeña fosa en el ángulo interno del área triangular distal que hemos descrito. Desde esta fosa y hacia la apófisis estiloides, existe también un canal casi en la dirección del eje del hueso, convergente con el canal dorsal anterior a la apófisis. La pared interna del canal la forma el final del borde interno, y la externa la elevación del borde articular.

CARA ANTERIOR.- Sobre esta cara se destaca un grueso tubérculo, con una superficie rugosa terminal trapezoidal. Se distingue en esta superficie un área redondeada más rugosa en su mitad interna, que es la más prominente.

La cara interna del tubérculo forma la pared externa del canal central terminal de la cara. En el borde proximal del tubérculo existen varios orificios. El borde distal es el mismo borde articular.

La cara externa del tubérculo es la menos regular. El ángulo proximal-externo del tubérculo se redondea y se destaca menos de la cara; luego el borde externo se hace muy neto y sirve de límite a la superficie articular lateral.



**CARA POSTERIOR.**- Tiene una primera parte junto al borde externo que es muy cóncava, por haberse producido el ensanchamiento del hueso cerca del borde distal. La parte central es menos cóncava, por empezar a ensancharse el hueso desde un nivel más alto. La superficie es rugosa, con algunos orificios.

El borde articular hace un entrante antes de prolongarse en la apófisis estiloides, hacia el final del canal terminal externo. Se forma así una pequeña fosita en el final de la cara.

**APÓFISIS ESTILOIDES.**- Es una prolongación del hueso en la continuación del borde interno, en forma de un fuerte tubérculo distal. La superficie articular terminal se continúa hasta el extremo de la apófisis por su cara mesial, como describiremos después. El borde articular terminal en la apófisis es redondeado en norma lateral, y hace un saliente muy agudo en norma frontal.

Hay que señalar un tubérculo muy definido, saliente sobre la cara anterior de la apófisis. En efecto, el canal central y el canal oblicuo terminales se encuentran en el mismo plano que el final de la apófisis estiloides; pero sobre ese plano se forma un tubérculo, alargado en la dirección del canal oblicuo, redondeado en todo su contorno, de superficie muy finamente rugosa.

**SUPERFICIE ARTICULAR LATERAL.**- En los mamíferos cuyo zeugopodio presenta movimientos de pronosupinación, suele existir una articulación distal lateral del cúbito y radio, que permite que éste gire sobre el cúbito. En esta articulación, la faceta del radio suele ser cóncava, y la del cúbito, convexa, al contrario de las facetas de la articulación proximal-lateral de ambos huesos.

No existe esta articulación lateral-distal en los escelidoterios, como se interpretará en el capítulo correspondiente. El cúbito no presenta ninguna superficie articular lateral distal.

Sin embargo, en el lugar que suele ocupar, en la extremidad del radio, la faceta articular lateral, existe una superficie con algunas de las características de las superficies articulares, que es la "superficie articular lateral" de este epígrafe.

Esta superficie es bastante variable, pero presenta algunos caracteres constantes. En su conjunto viene a tener forma de media luna, con concavidad distal. Su borde distal, muy neto, es el borde externo de

la superficie articular terminal. Su borde proximal es el de la superficie del tubérculo anterior, en su parte anterior; en su parte central es un arco cóncavo, a continuación de un arco de orificios que existe en la cara externa; y en su parte posterior es un arco saliente, continuación del borde lateral posterior.

Como se interpretará en el capítulo correspondiente, no se trata de una verdadera faceta articular y, probablemente, no tenía los elementos articulares típicos (cartílago, sinovial). Esta superficie es un tope, en el que encaja el piramidal en la abducción forzada de la mano.

SUPERFICIE ARTICULAR TERMINAL.- Es muy amplia. Tiene una parte principal de contorno aproximadamente cuadrangular, excavada con notable regularidad, que forma una cavidad glenoidea bastante profunda. A esta parte mayor se añade la superficie articular correspondiente a la apófisis estiloides, como una prolongación triangular de vértice distal-interno redondeado.

Superficie articular principal.- Sus cuatro bordes son: externo, anterior, posterior e interno.

El borde externo es muy neto. Se marcan en él tres segmentos, aproximadamente rectos, con dos ángulos entre ellos: uno, entrante hacia el eje, aproximadamente en el plano frontal del hueso; y otro, saliente, al final de la arista de separación de la superficie externa del tubérculo terminal con la superficie anterior.

El borde anterior, que es el borde terminal del tubérculo, es recto.

El ángulo antero-interno se redondea, y sigue un tramo del borde interno, hasta el borde de la apófisis estiloides; el ángulo formado es aproximadamente recto, como el que forma ese tramo del borde interno con el borde de la apófisis. Es decir, el borde hace una doble inflexión y se produce una escotadura, en el final del canal terminal de la cara anterior. La escotadura es más profunda que la depresión del canal; con lo cual la superficie de éste se continúa algo en la superficie distal, formando un ángulo entrante en la superficie articular. En este ángulo, en el borde articular, existe un pequeño saliente.

El borde interno sólo es realmente límite de la superficie articular en el tramo que se ha descrito. La prolongación de este tramo por la superficie articular viene a alcanzar el ángulo postero-interno. El borde articular real es algo más de un tercio de la longitud total entre los vértices internos anterior y posterior.

El borde posterior es algo ensanchado. Existe en la mayor parte de su longitud una fina arista en la que termina la superficie articular cóncava, y luego sigue una banda de superficie no tan lisa, como finamente punteada. Presenta un ligero saliente hacia su centro que forma dos pequeñas concavidades. El ángulo postero-interno es un saliente puntiagudo perfectamente marcado.

Superficie articular de la apófisis estiloides.- Como se ha indicado, tiene forma aproximadamente triangular.

En esta parte la superficie articular es convexa, por rebatirse hacia las caras anterior y posterior las zonas laterales de la base de ese triángulo; pero el eje medio de esa superficie, contenido en el plano frontal del hueso, es cóncavo, siguiendo la concavidad general de la sección frontal de la superficie articular, que forma un arco bastante regular, con origen proximal en la cara externa, y final en el extremo de la apófisis estiloides, a un nivel bastante más distal. Es decir, la cuerda de este arco está inclinada en sentido proximal-externo a distal-interno, respecto al plano perpendicular al eje del hueso. La parte distal de este arco es casi paralela al eje del hueso.

Todo el borde de la superficie articular es muy neto. Hay un borde anterior y otro posterior. Sobre la cara anterior, el borde forma un arco, convexo hacia la cara, desde el saliente en el ángulo entrante del canal anterior. La convexidad de la superficie articular está menos marcada en esta zona. En cambio, es muy notable sobre la cara posterior. Sobre ella el borde forma un arco cóncavo desde el vértice postero-interno, de modo que la superficie articular hace entrante en la cara.

La superficie articular termina en un borde agudo redondeado, que es el punto más distal del hueso.

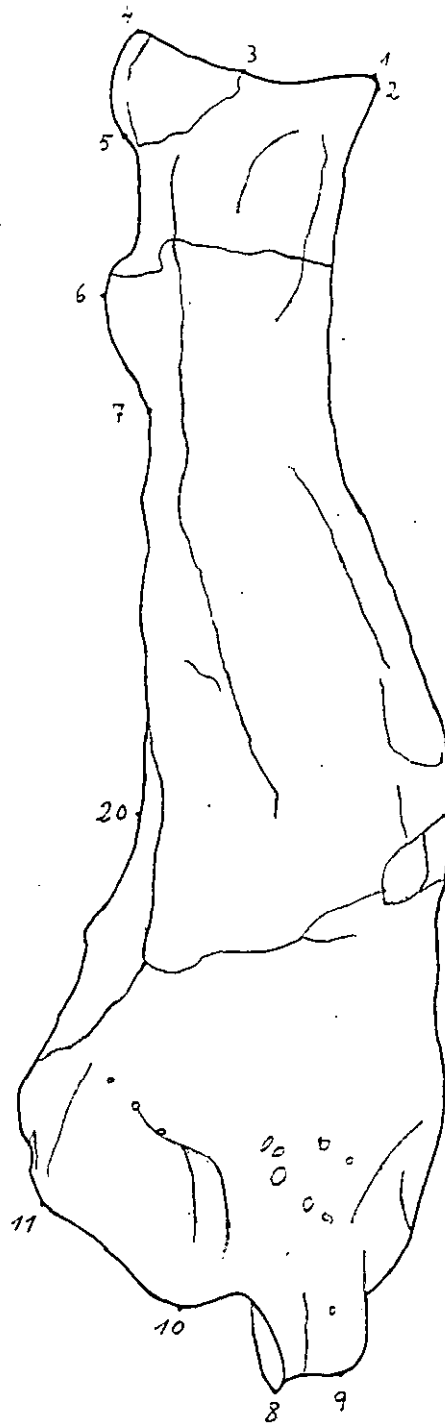
Aún hay que notar una discontinuidad de orientación en la superficie articular terminal. Desde el saliente medio del borde posterior hasta el extremo de la apófisis estiloides, se marca un arco que delimita una zona postero-interna en la superficie articular, que se extiende en

parte de la superficie cuadrangular principal y en parte de la apófisis estiloides.

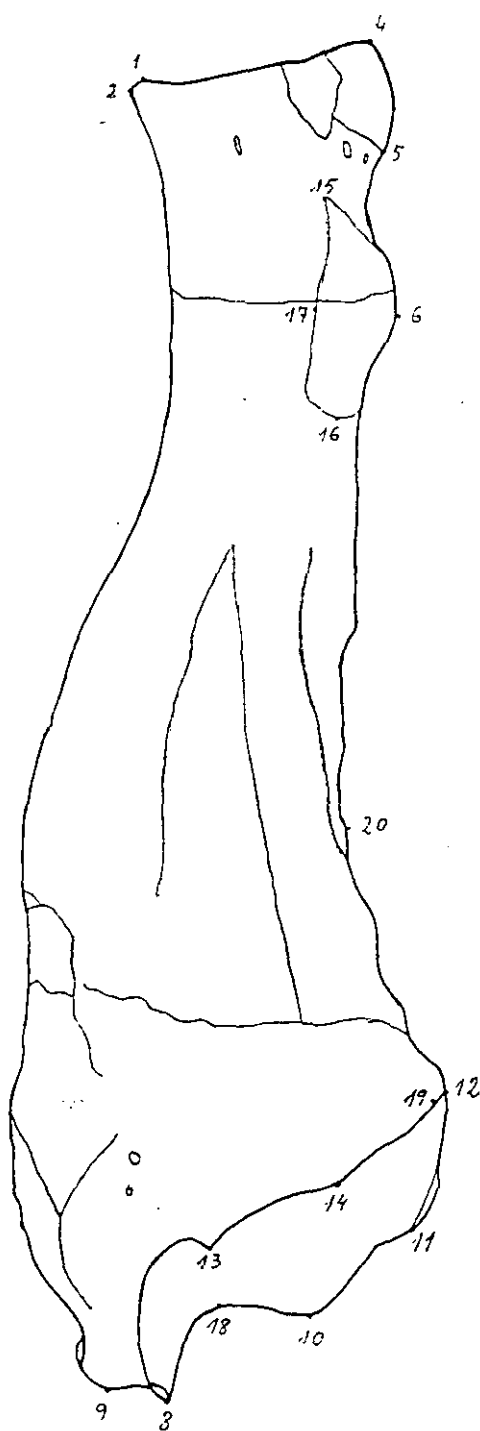
El arco se señala como una ligera arista muy aplastada, que es la línea de convergencia de dos áreas de la superficie articular entre las que existe una diferencia de orientación. Coincide en la apófisis estiloides con el eje de la convexidad de la superficie articular. En la zona postero-interna, que es mucho menor que el resto de la superficie articular, hace saliente el vértice postero-interno, entre dos concavidades marginales.

RADIO - PUNTOS OSTEOMÉTRICOS

- 1.- Punto más saliente proximal-interno.
- 2.- Punto más saliente interno de la cúpula articular.
- 3.- Punto proximal del saliente del borde anterior de la cúpula articular.
- 4.- Punto más saliente proximal del hueso. Está en el plano frontal, en el borde externo.
- 5.- Punto distal de la carilla articular para el cúbito. Está en el plano frontal.
- 6.- Punto más saliente hacia el borde interno del tubérculo bicipital.
- 6'.- Punto del borde externo situado al mismo nivel del punto 6.
- 7.- Punto del borde interno más próximo al eje del hueso.
- 8.- Extremo distal de la apófisis estiloides. Es el punto distal del hueso.
- 9.- Punto extremo distal del tubérculo terminal.
- 10.- Punto extremo distal del tubérculo anterior. Está en el borde articular.
- 11.- Punto más saliente distal-externo del tubérculo anterior.
- 12.- Punto más proximal-externo-anterior de la superficie articular distal. Es el punto más proximal de la superficie articular.
- 13.- Punto extremo en el saliente que hace el borde articular posterior antes de la apófisis estiloides.
- 14.- Punto extremo en la inflexión que hace el borde articular posterior hacia el tercio externo de la cara.
- 15.- Extremo proximal del área bicipital. Está en la cara posterior.
- 16.- Extremo distal del área bicipital. Está en la cara posterior.
- 17.- Punto en el borde del área bicipital, en la cara posterior, situado al mismo nivel que el punto 6 según el eje del hueso.
- 18.- Punto más próximo al plano frontal del hueso en la escotadura del borde articular previa a la apófisis estiloides, en la cara anterior.
- 19.- Punto más proximal-externo posterior de la superficie articular distal. Está casi al mismo nivel que el punto 12, según el eje del hueso, en el ángulo postero-externo de la articulación.
- 20.- Extremo del saliente en el borde anterior externo.

RADIO - PUNTOS OSTEOMÉTRICOS, CARA ANTERIOR

derecho

RADIO - PUNTOS OSTEOMÉTRICOS. CARA POSTERIOR

derecho

RADIO - MEDIDAS

Valores en milímetros, en las piezas indicadas al comienzo de cada columna, entre los puntos señalados al comienzo de cada fila.

piezas	414	<i>Scelidothorium carlesi</i>	<i>Scelidothorium bravardi</i>	<i>Scelidodon capellinii</i>	<i>tarijensis.</i>
	d	d	i	d	i
puntos					
1-8		288	257	260	322
1-9	274				354
2-4	50	52		53	67
cúpula articular: transversal a 2-4, máximo					
	≈40	45		52	
3-10		271	246	247	342
4-5	22	24	37	34	27
4-8	≈291				31
4-9		299	277	276	365
4-11		237			
4-12	229				
6-6'		43	45		62,5
8-12	≈81		80	83	
9-12		111			124
apófisis estiloides: antero-posterior					
	24				
apófisis estiloides: transversal					
	21				
10-11	30				
10-13	52				
11-14	50				
12-19	20				
13-14	24				
13-18	37				
14-19	26				
15-16	40				
cuello: mínimo antero-posterior, junto a 15					
	24				
cuello: mínimo transversal, junto a 15					
	21				
diáfisis: antero-posterior, algo distal a 16, mínimo					
	26,5				



		<i>Scelidothorium</i>	<i>Scelidothorium</i>	<i>Scelidodon</i>
piezas	414	<i>carlesi</i>	<i>bravardi</i>	<i>capellinii tarijensis.</i>
	d	d	d	i
puntos		i	i	i
<u>diáfisis: transversal, algo distal a 16, mínimo</u>				
	37.5			
<u>diáfisis: transversal en 20</u>				
	62			
<u>diáfisis: antero-posterior en la parte distal, máximo</u>				
	70			
<u>diáfisis: antero-posterior en la parte distal, mínimo</u>				
	31			
<u>diáfisis: transversal en la parte distal, máximo</u>				
	92			
<u>distal antero-posterior, máximo</u>				
			72	74

## MANO - CARACTERISTICAS

Se van a describir individualmente las diversas piezas del basipodio, metapodio y acropodio.

Los huesos del carpo, como típicos huesos cortos, presentan seis caras: proximal y distal; dorsal y palmar; mesial y lateral, o bien, radial y cubital, escogiendo el término que resulte más claro, si el hueso está situado próximo al eje del miembro. También presentan doce bordes entre esas seis caras.

La descripción se va a hacer sobre las seis caras de cada uno de los huesos.

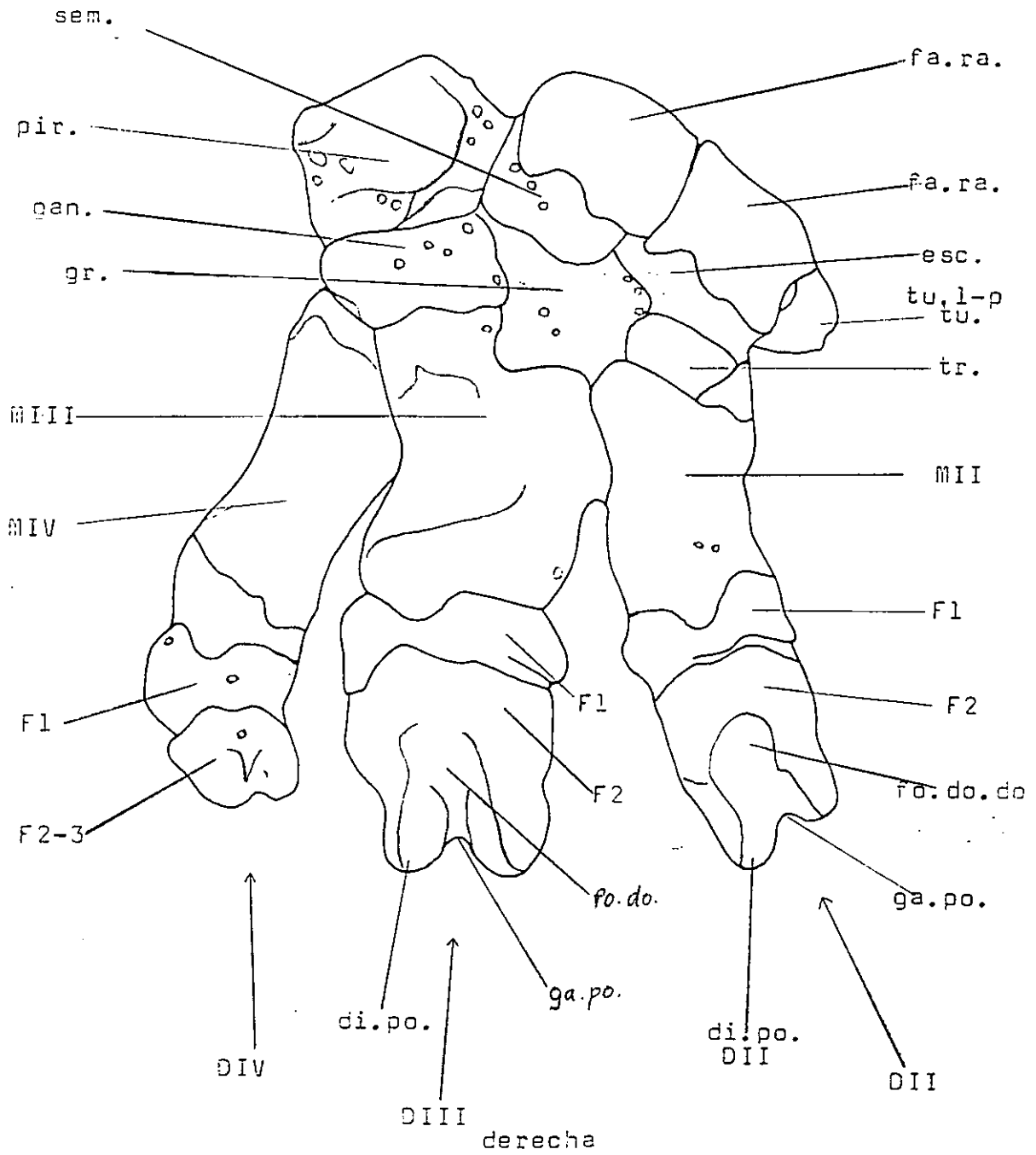
No se va a seguir siempre el mismo orden en la descripción de las caras de cada hueso, y lo mismo se hará al describir los huesos de metacarpo. La razón es la existencia en cualquier cara de alguna estructura muy característica, que debe ser descrita prioritariamente, para describir otras estructuras por referencia a ella. Se procurará, en lo posible, seguir el orden que parece más natural: cara proximal, dorsal, palmar, mesial, lateral y distal. Por lo demás, la clara delimitación tipográfica de la descripción de cada cara, nunca muy extensa, evitará cualquier confusión.

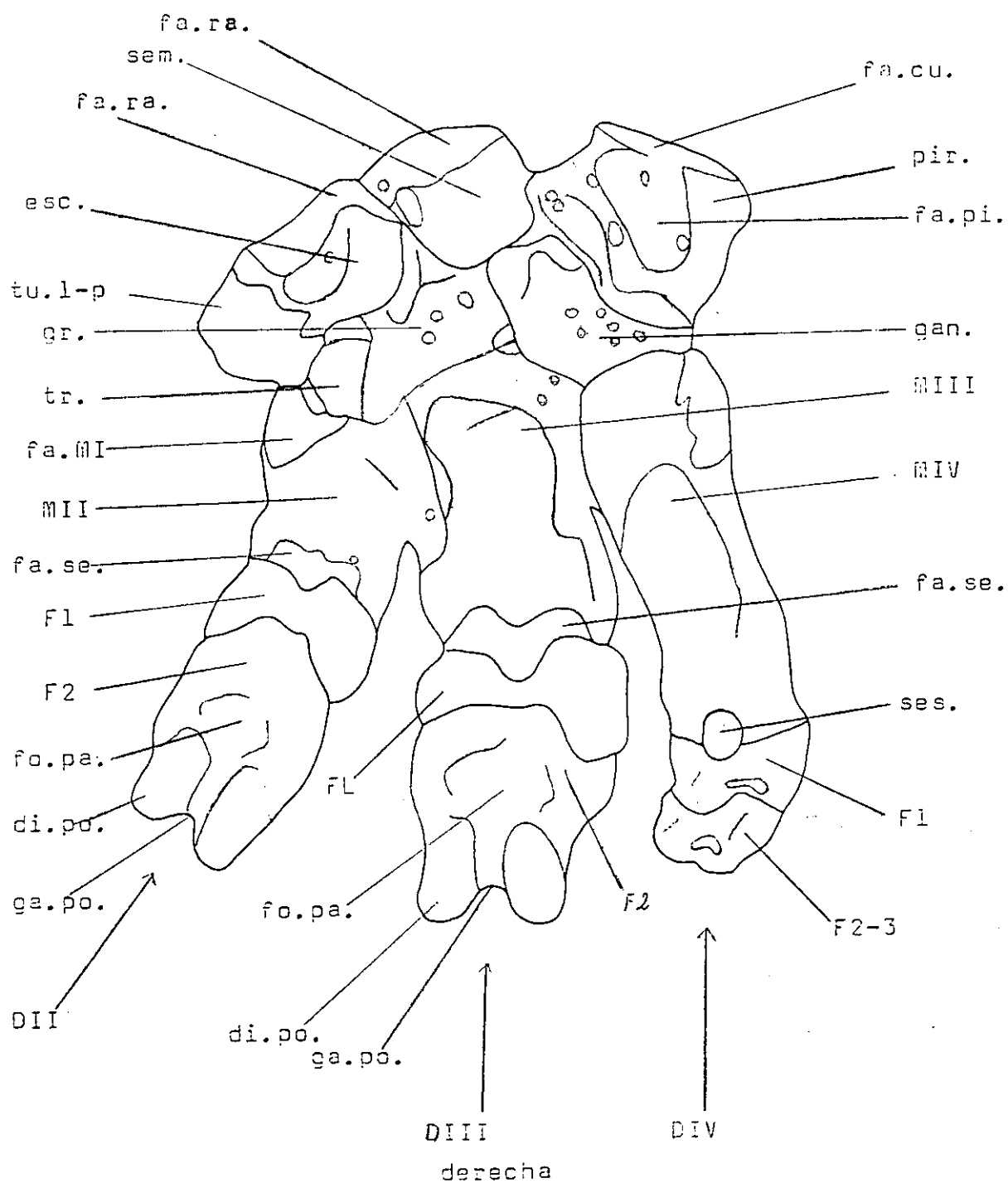
La descripción del acropodio en los dedos I, IV y V se hará sobre las piezas de *Scelidodon*, que presentan las estructuras menos reducidas, y se señalarán las diferencias con *Scelidothorium*.

En cuanto a las referencias de orientación en la descripción del autopodio, resultan especialmente útiles las denominaciones "dorsal" y "palmar" en una mano tan ensanchada. Por haberse consumado ya en el autopodio la torsión del miembro, "cubital" y "radial" son términos preferibles a "interno" y "externo", que requerirían un segundo adjetivo ("real" o "morfológico") para su interpretación correcta. Finalmente, resultan también muy claras las denominaciones "mesial" y "lateral" en un miembro pentadáctilo de eje bien definido.

MANO - MATERIAL

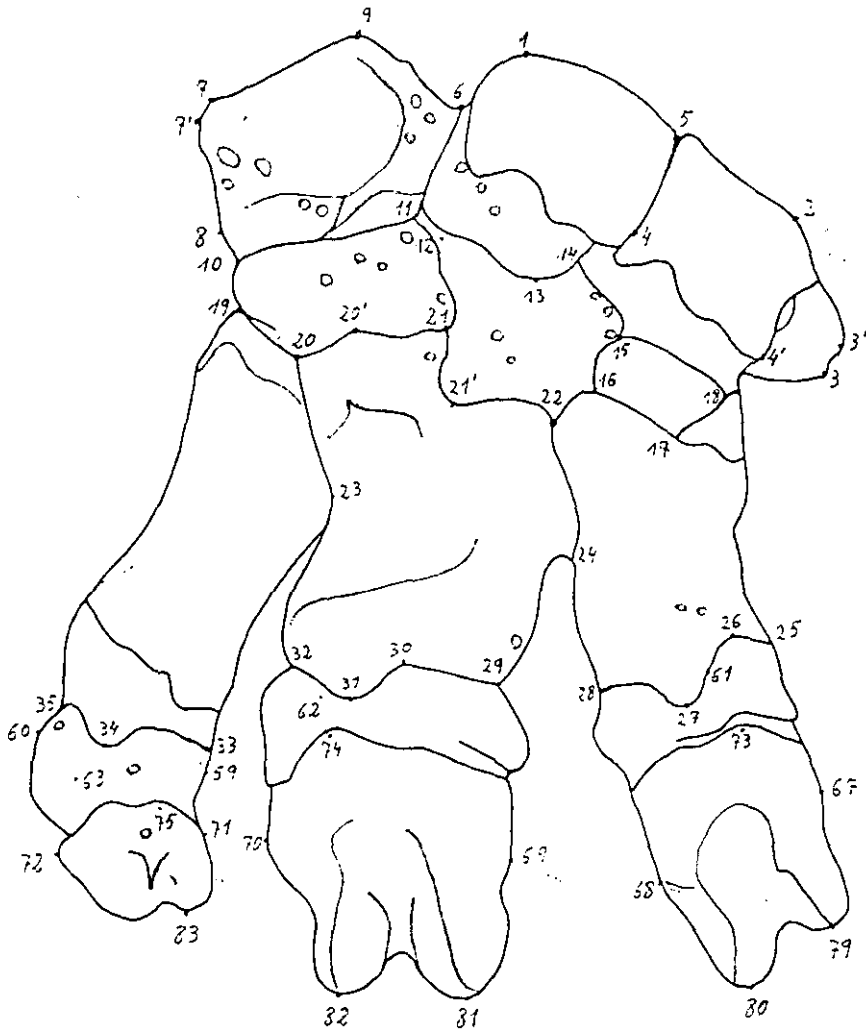
- 1) 6, vitr. 25. *Scelidotherrum bravardi*. Dcha., montada.
- 2) 7, vitr. 41. *Scelidotherrum carlesi*. Dcha., montada.
- 3) Idem. Izq., montada.
- 4) 10, vitr. 26. *Scelidodon capellinii*. Dcha., montada.
- 5) Idem. Izq., montada.
- 6) 728, vitr. 1. *Scelidodon tarijensis*. Izq., montada.
- 7) 740, vitr. 1. *Scelidodon tarijensis*. Dcha., montada.
- 8) 477, vitr. 11. Izq., montada.
- 9) 754, vitr. 3. Izq., montada.
- 10) 755, vitr. 3. Dcha., montada.
- 11) 537, vitr. 11. Huesos de mano izq.: escafoides, piramidal, grande, ganchudo, y metacarpianos II, III, IV y V.
- 12) 538, vitr. 11. Huesos de mano dcha.: semilunar, piramidal, ganchudo, 1ª y 2ª falanges del dedo III, y parte distal de metacarpiano V.
- 13) 520, vitr. 16. 4 escafoides.
- 14) 521, " " . 12 semilunares.
- 15) 522, " " . 6 piramidales.
- 16) 525, " " . Trapezoides.
- 17) 523, " " . 4 grandes.
- 18) 524, " " . 5 ganchudos.
- 19) 539, vitr. 11. Huesos de mano dcha.: semilunar, grande y trapezoides.
- 20) 540, " " . Huesos de mano dcha.: escafoides, grande y dos sesamoideos.
- 21) 541, " " . Piramidal y ganchudo en conexión.
- 22) 527, vitr. 16. 8 metacarpianos II.
- 23) 528, " " . 14 metacarpianos III.
- 24) 529, " " . 8 metacarpianos IV.
- 25) 530, " " . 6 metacarpianos V.
- 26) 531, " " . Metacarpiano V.
- 27) 758, vitr. 3. Metacarpiano II y falanges en conexión.
- 28) 757, " " . Metacarpiano III y falanges en conexión.
- 29) 532, vitr. 16. 2 falanges 1ª del dedo II.
- 30) 533, " " . 3 falanges 1ª del dedo III.
- 31) 502, vitr. 14. 12 falanges 1ª del dedo III.
- 32) 534, vitr. 16. 12 falanges 2ª del dedo II.
- 33) 535, " " . 9 falanges 2ª del dedo III.
- 34) 542, vitr. 11. Falanges 1ª y 2ª del dedo II, en conexión (3 piezas).
- 35) 548, " " . Falanges 2ª y 3ª del dedo IV, soldadas.
- 37) 47, " " . 3 falanges del dedo V.
- 38) 550, " " . 2 falanges ungueales.
- 39) 756, vitr. 3. 6 falanges ungueales.

MANO-ACCIDENTES, CARA DORSAL

MANO-ACCIDENTES, CARA PALMAR

MANO - ACCIDENTES. LEYENDA

D II	-	dedo II
D III	-	dedo III
D IV	-	dedo IV
di.po.	-	discos de la polea distal
esc.	-	escafoides
F 1	-	falange 1ª
F 2	-	falange 2ª
F 2-3	-	falanges 2ª y 3ª (fusionadas)
fa.cu.	-	faceta para el cúbito
fa.M I	-	faceta para el metacarpiano I
fa.pi.	-	faceta para el pisiforme
fa.ra.	-	faceta para el radio
fo.do.	-	fosa dorsal de la falange 2ª
fo.pa.	-	fosa palmar de la falange 2ª
ga.po.	-	garganta de la polea distal
gan.	-	ganchudo
gr.	-	grande
MII	-	metacarpiano II
MIII	-	metacarpiano III
MIV	-	metacarpiano IV
pir.	-	piramidal
sem.	-	semilunar
ses.	-	sesamoideos fusionados al M IV
tr.	-	trapezoides
tu. l-p	-	tubérculo lateral-palmar del escafoides

MANO - PUNTOS OSTEOMÉTRICOS, CARA DORSAL

derecha

MANO - PUNTOS OSTEOMÉTRICOS, CARA PALMAR

derecha



### MANO - PUNTOS OSTEOMÉTRICOS

- 1.- Punto más saliente proximal del semilunar. Está en el borde articular.
- 2.- Punto más saliente proximal del escafoides. Está en el saliente no articular.
- 3.- Punto más saliente lateral del escafoides, en la parte proximal.
- 3'.- Punto más saliente lateral del escafoides, en la parte distal.
- 4.- Punto más saliente dorsal del escafoides. Está en la superficie articular.
- 4'.- Punto extremo dorsal-radial-distal de la superficie articular radial.
- 5.- Punto articular escafoides-semilunar en el plano frontal.
- 6.- Punto articular semilunar-piramidal en el plano frontal.
- 7.- Punto más lateral de la cara articular proximal del piramidal. Está en el plano frontal.
- 7'.- Punto más lateral-proximal del piramidal. Está en el plano frontal.
- 8.- Punto más lateral del piramidal. Está aproximadamente en el plano frontal.
- 9.- Punto más saliente proximal del piramidal. Está en el borde articular, en el plano frontal.
- 10.- Punto más lateral de la articulación piramidal-ganchudo. Está en el plano frontal.
- 11.- Punto más mesial de la articulación piramidal-ganchudo. Está en la cara dorsal.
- 12.- Punto de la articulación semilunar-grande-ganchudo, en la cara dorsal.
- 13.- Punto más distal de la articulación semilunar-grande, en la cara dorsal.
- 14.- Punto de la articulación escafoides-semilunar-grande, en la cara dorsal.
- 15.- Punto de la articulación escafoides-trapezoides-grande, en la cara dorsal.
- 16.- Punto de la articulación trapezoides-grande-M II, en la cara dorsal.
- 17.- Punto de la articulación trapezoides-M I-M II, en la cara dorsal.
- 18.- Punto de la articulación escafoides-trapezoides-M I, en la cara dorsal.
- 19.- Punto lateral de la articulación ganchudo-M IV, en la cara dorsal.
- 20.- Punto de la articulación ganchudo-M III-M IV, en la cara dorsal.
- 20'.- Punto más proximal del arco que hace el borde proximal-cubital del M III.

- 21.- Punto de la articulación grande-ganchudo-M III, en la cara dorsal.
- 21'.- Punto en el vértice del ángulo entrante en la cara dorsal que forma el borde proximal.
- 22.- Punto de la articulación grande-M II-M III, en la cara dorsal.
- 23.- Punto distal de la articulación M III-M IV.
- 24.- Punto distal de la articulación M II-M III.
- 25.- Punto lateral de la articulación M II-F 1ª, en el plano frontal.
- 26.- Punto proximal de la articulación M II-F 1ª, en la mitad lateral de la cara dorsal.
- 27.- Punto distal de la articulación M II-F 1ª, en la cara dorsal.
- 28.- Punto mesial de la articulación M II-F 1ª, en el plano frontal.
- 29.- Punto lateral-interno de la articulación M III-F 1ª, en el plano frontal.
- 30.- Punto proximal, en la cara dorsal, de la articulación M III-F 1ª.
- 31.- Punto distal, en la cara dorsal, de la articulación M III-F 1ª.
- 32.- Punto lateral-externo, en la cara dorsal, de la articulación M III-F 1ª.
- 32'.- Punto lateral-externo, en el plano frontal, de la articulación M III-F 1ª.
- 33.- Punto mesial de la articulación M IV-F 1ª, en la cara dorsal.
- 34.- Punto distal de la articulación M IV-F 1ª, en la cara dorsal.
- 35.- Punto lateral de la articulación M IV-F 1ª, en la cara dorsal.
- 40.- Punto de la articulación escafoides-semilunar-grande, en la cara palmar.
- 41.- Punto de la articulación semilunar-grande ganchudo, en la cara palmar.
- 42.- Punto de la articulación semilunar-piramidal-ganchudo, en la cara palmar.
- 43.- Punto de la articulación ganchudo-M III-M IV, en la cara palmar.
- 44.- Punto proximal mesial de la articulación grande-M III, en la cara palmar.
- 45.- Punto lateral-interno de la articulación grande-M III, en la cara palmar.
- 46.- Punto de la articulación trapezoides-grande-M III, en la cara palmar.
- 47.- Extremo distal de la articulación M I-M II.
- 49.- Extremo distal-palmar de la cuña articular del M II.
- 50.- Extremo proximal-mesial de la articulación M II-F 1ª, en la cara palmar.
- 51.- Extremo proximal-lateral de la articulación M II-F 1ª, en la cara palmar.

- 52.- Extremo distal-palmar de la cuña articular del M III.
- 53.- Extremo proximal-radial del área de articulación distal del M III, en la cara palmar.
- 54.- Extremo proximal-cubital del área de articulación distal del M III, en la cara palmar.
- 55.- Punto más lateral-radial de la F 1ª del dedo II.
- 56.- Punto más mesial de la F 1ª del dedo II.
- 57.- Punto más lateral-radial de la F 1ª del dedo III.
- 58.- Punto más lateral-cubital de la F 1ª del dedo III.
- 59.- Punto más mesial de la F 1ª del dedo IV.
- 60.- Punto más lateral-externo de la F 1ª del dedo IV.
- 61.- Punto más saliente dorsal de la F 1ª del dedo II.
- 62.- Punto más saliente dorsal de la F 1ª del dedo III.
- 63.- Punto más saliente dorsal de la F 1ª del dedo IV.
- 64.- Punto más saliente palmar de la F 1ª del dedo II.
- 65.- Punto más saliente palmar de la F 1ª del dedo III.
- 66.- Punto más saliente palmar de la F 1ª del dedo IV.
- 67.- Punto más saliente lateral-radial de la F 2ª del dedo II.
- 68.- Punto más saliente mesial de la F 2ª del dedo II.
- 69.- Punto más saliente lateral-radial de la F 2ª del dedo III.
- 70.- Punto más saliente lateral-cubital de la F 2ª del dedo III.
- 71.- Punto más saliente mesial de las F 2ª-3ª del dedo IV.
- 72.- Punto más saliente lateral de las F 2ª-3ª del dedo IV.
- 73.- Punto más saliente dorsal de la F 2ª del dedo II.
- 74.- Punto más saliente dorsal de la F 2ª del dedo III.
- 75.- Punto más saliente dorsal de las F 2ª-3ª del dedo IV.
- 76.- Punto más saliente palmar de la F 2ª del dedo II.
- 77.- Punto más saliente palmar de la F 2ª del dedo III.
- 78.- Punto más saliente palmar de las F 2ª-3ª del dedo IV.
- 79.- Punto más saliente distal-radial de la F 2ª del dedo II.
- 80.- Punto más saliente distal-mesial de la F 2ª del dedo II.
- 81.- Punto más saliente distal-radial de la F 2ª del dedo III.
- 82.- Punto más saliente distal-cubital de la F 2ª del dedo III.
- 83.- Punto más saliente distal de las F 2ª-3ª del dedo IV.

## MANO - MEDIDAS

Valores en milímetros, en las piezas indicadas al comienzo de cada columna, entre los puntos señalados al comienzo de cada fila.

	<i>Scelidotherrum</i>			<i>Scelidodon</i>		
piezas	755	477	758	<i>bravardi carlesi</i>	<i>capellinii</i>	<i>tarijensis</i>
	d	i	i	d	d	i
puntos						
2-7	120					
3-6			91		109	112
3-7	≈132					
3'-7'						177
3-8				137		
4-7					148	160 160
<u>dedo II, longitud total (metacarpiano III - falange ungueal)</u>						
						340

**CARPO****ÍNDICE**

FOTOGRAFÍAS, en norma: escafoides, seis caras. Lám. XIV	523
semilunar, seis caras. Lám. XIV	523
piramidal, seis caras. Lám. XV	525
trapezoides, seis caras. Lám. XV	525
grande, seis caras. Lám. XVI	527
ganchudo, seis caras. Lám. XVI	527
DESCRIPCIÓN BÁSICA	185
ESCAFOIDES: DESCRIPCIÓN BÁSICA	186
Cara proximal	186
Cara distal	187
Caras mesial, lateral, dorsal y palmar	188
MEDIDAS	189
SEMILUNAR: DESCRIPCIÓN BÁSICA	190
Caras proximal, radial y cubital	190
Cara distal	191
Caras dorsal y palmar	192
MEDIDAS	193
PIRAMIDAL: DESCRIPCIÓN BÁSICA	194
Caras proximal y mesial	194
Caras lateral, dorsal y palmar	195
Cara distal	196
MEDIDAS	197
PISIFORME: DESCRIPCIÓN BÁSICA	198
Caras dorsal y palmar, superficie lateral	198
MEDIDAS	199
TRAPEZOIDES: DESCRIPCIÓN BÁSICA	199
Cara proximal	199
Caras dorsal, palmar, mesial, lateral y distal	200
MEDIDAS	201
HUESO GRANDE: DESCRIPCIÓN BÁSICA	202
Cara proximal	202
Caras radial, cubital y distal	203
Caras dorsal y palmar	204
MEDIDAS	205

GANCHUDO: DESCRIPCIÓN BÁSICA.....	205
Cara proximal.....	205
Caras mesial y lateral.....	206
Caras dorsal, palmar y distal.....	207
MEDIDAS.....	208

---

### **CARPO - DESCRIPCION BASICA**

Los huesos del carpo, como típicos huesos cortos, presentan seis caras: proximal y distal; dorsal y palmar; mesial y lateral, o bien, radial y cubital, escogiendo el término que resulte más claro, si el hueso está situado próximo al eje del miembro. También presentan doce bordes entre esas seis caras.

La descripción se va a hacer sobre las seis caras de cada uno de los huesos.

No se seguirá siempre el mismo orden en la descripción de las caras de cada hueso, y lo mismo se hará al describir los huesos de metacarpo. La razón es la existencia en cualquier cara de alguna estructura muy característica, que debe ser descrita prioritariamente, para describir otras estructuras por referencia a ella. Se procurará, en lo posible, seguir el orden que parece más natural: cara proximal, dorsal, palmar, mesial, lateral y distal. Por lo demás, la clara delimitación tipográfica de la descripción de cada cara, nunca muy extensa, evitará cualquier confusión.

## ESCAFOIDES - DESCRIPCION BASICA

Es el primer hueso, radial, de la fila proximal. Es de forma irregular, aplastado en sentido proximal-distal. Se le puede considerar constituido por un cuerpo exaédrico al que se añade un amplio tubérculo lateral-palmar, que hace saliente en forma de gancho, alargado en sentido proximal-distal, y cóncavo en sentido mesial-palmar.

Articula con cinco huesos: con el radio, por su cara proximal; con el semilunar, por su cara mesial; y con el metacarpiano I, trapezoides y grande, por su cara distal.

Cara proximal.- Es convexa, totalmente articular en el cuerpo y parcialmente en el tubérculo. La superficie articular es neta y con bordes bien definidos en casi su totalidad.

La convexidad es muy regular en el triángulo que forman el lado dorsal, el lado mesial y la diagonal que une sus extremos. En la parte lateral-palmar la superficie se eleva formando un cóndilo articular que se corresponde con la escotadura postero-interna de la superficie articular del radio. La elevación del cóndilo produce una inflexión en la superficie convexa, que forma una concavidad en el contorno del saliente articular.

El borde mesial es la arista de separación con la carilla para el semilunar, convexa en su totalidad, formando ambas carillas un diedro agudo.

El borde dorsal es convexo en su mitad lateral. En la mitad mesial, la cara articular se extiende en sentido dorsal especialmente hacia el extremo, formando una arista obtusa en la superficie articular. El borde forma una inflexión convexa en sentido proximal, y cóncava dorsalmente, de desarrollo variable. En la parte articular orientada hacia el dorso la superficie es menos neta.

El borde lateral es convexo hacia el vértice dorsal, formando un ángulo muy redondeado con el borde dorsal. Luego hace un ángulo agudo entrante en la cara en sentido mesial, formándose una pequeña cuña de superficie no articular. A continuación el borde se eleva hasta el tubérculo articular, continuándose hasta la mitad del tubérculo lateral en un arco cóncavo en sentido palmar-mesial.

El borde palmar es cóncavo. Está poco señalado en el tubérculo y bien en el cuerpo, terminando en ángulo agudo, redondeado, en su extremo mesial. Se marca una arista roma, incluso con un reborde, que separa desde el saliente articular hasta el borde la superficie del cuerpo y la del tubérculo, que es menos limpia, como granulada.

Cara distal.- Es muy irregular. Presenta tres facetas para el trapezoides, hueso grande y metacarpiano I, de diversa orientación; y contiene, además, partes no articulares.

La faceta para el trapezoides es convexa, algo alabeada, de forma aproximadamente triangular. Ocupa la parte dorsal-lateral del hueso.

La faceta para el hueso grande, de orientación mesial-distal, es cóncava, alargada en sentido dorsal-palmar, más ancha en la parte palmar, y redondeada en ambos extremos.

Entre ambas facetas queda una zona no articular, cóncava, muy estrecha en su ángulo mesial-dorsal. Excepcionalmente existe una continuidad de la superficie de ambas facetas en su parte media. Su borde dorsal, convexo, ocupa casi todo el borde dorsal del hueso. Su borde mesial, cóncavo, no alcanza la cara palmar. Su borde lateral, convexo, forma un vértice redondeado con el borde mesial; hacia su parte media es una arista muy obtusa que la separa de la faceta para el metacarpiano I.

La faceta para el metacarpiano I es estrecha, alargada en sentido dorsal-palmar. Tiene dos zonas, de orientación distal y lateral, respectivamente, en ángulo aproximadamente recto. El límite con la faceta del trapezoides se viene a situar en el comienzo del tubérculo, continuándose por éste. La parte terminal, redondeada y más ensanchada, se sitúa en la cara lateral del tubérculo, ocupando el ángulo distal-palmar. Excepcionalmente puede haber una separación entre las facetas del trapezoides y del metacarpiano, siendo entonces muy reducida la parte distal de ésta.

Por tanto, las partes no articulares de la cara distal son: una zona estrecha dorsal-mesial entre las facetas del hueso grande y del trapezoides; un pequeño entrante desde el borde lateral entre las facetas del trapezoides y del metacarpiano; y la parte de la cara junto al borde



palmar, hasta las carillas articulares. Son zonas en forma de fosas, con superficie irregular y con orificios.

Cara mesial.- Es articular en su parte proximal y no articular en la distal.

La parte proximal articula con el semilunar, formando una faceta alargada, con borde distal cóncavo, extremos redondeados, y parte dorsal más ancha. Normalmente el extremo palmar presenta una inflexión, inclinándose unos  $45^\circ$  en sentido proximal.

La parte distal de la cara es una banda alargada en sentido dorsal-palmar, entre los bordes de las facetas del semilunar y del grande, ambos convexos en sentido proximal. Es cóncava transversalmente, y se corresponde con una estructura semejante del semilunar, con lo que se forma un canal, más bien un conducto, que comunica las caras dorsal y palmar del carpo.

Cara lateral.- Es una fosa irregular entre los bordes articulares que se han descrito y la parte proximal-palmar del tubérculo, que presenta en esta cara una superficie lisa y más saliente. Se forma así un corto canal entre esta parte del tubérculo y la parte lateral de la faceta del metacarpiano.

Cara dorsal.- Es la menos extensa. Es algo convexa en sentido transversal, y cóncava en sentido longitudinal. Se continúa con la cara lateral, con la que forma un ángulo redondeado.

El borde mesial es cóncavo, formando la cara en esta zona la entrada al canal entre el escafoides y semilunar, que se ensancha algo en ambas caras.

Cara palmar.- Es alargada en sentido transversal, formando una concavidad entre el tubérculo y el borde mesial-palmar del hueso, que también es saliente. Los bordes lateral, mesial y distal son redondeados. El borde distal presenta una escotadura en sentido proximal en la parte central-lateral, en la base del tubérculo.

La cara presenta una profunda fosa en su centro, que se continúa con un canal alargado transversal cuyo borde proximal es el de la articulación radial hasta el borde mesial.

ESCAFOIDES - MEDIDAS

Valores en milímetros, en las piezas indicadas al comienzo de cada columna, entre los puntos señalados al comienzo de cada fila.

	<i>Scelidothorium</i>				<i>Scelidodon</i>				
piezas	520-a	755	477	758	<i>bravardi</i>	<i>carlesi</i>	<i>capellinii</i>	<i>tarijensis</i>	
	d	d	i	i	d	d	i	d	i
puntos									
2-5		29	31						
2-18						39			
3-4						75			
3-5					57			67	
14-18			42						
cara dorsal, proximal-distal en 18						8.5			
proximal-distal, máximo		40	≈33	≈37					
tubérculo posterior externo, proximal-distal, máximo			38						
dorso-palmar, parte mesial						53			
dorso-palmar, máximo									
	52	45.5			58	51		48	
transversal, máximo									
	62	55		58					
cara mesial, canal dorso-palmar, anchura mínima									
						11			
cara mesial, canal dorso-palmar, anchura									
						18			
cara mesial, banda articular superior, parte dorsal, anchura									
						15			
cara palmar, transversal máximo									
						57			
faceta del metacarpiano I, proximal-distal									
						17			
faceta del metacarpiano I, dorso-palmar									
						31			

## SEMILUNAR - DESCRIPCION BASICA

Está situado en la fila proximal entre el escafoides y el piramidal. De forma irregular, tiene amplias superficies articulares para cinco huesos: radio (cara proximal); escafoides (cara lateral radial); piramidal (cara lateral cubital); grande y ganchudo (cara distal).

Cara proximal.- Es convexa, regular, totalmente articular. Tiene forma aproximada pentagonal, con un borde lateral-radial casi recto; un borde dorsal algo convexo; un borde lateral-cubital algo cóncavo; y un borde palmar que hace ángulo obtuso.

Es más extensa la parte dorsal que la palmar.

Cara lateral-radial.- Esta cara presenta una faceta articular para el escafoides en la parte proximal, y un canal en la parte distal.

La faceta articular es de borde proximal convexo y borde distal recto; más ensanchada y redondeada en su parte dorsal; y estrecha y aguda en su parte palmar. Su superficie es cóncava, algo alabeada. El borde proximal es redondeado, sin que exista discontinuidad entre las superficies articulares proximal y lateral. Los bordes dorsal y distal están bien individualizados por un reborde saliente.

El resto de la cara es una concavidad alargada en sentido dorsal-palmar, que se corresponde con una estructura semejante en el escafoides, formando un canal, como un conducto de comunicación entre las caras dorsal y palmar del carpo. Su borde proximal es recto, y su borde distal es cóncavo, en correspondencia con la expansión del canal en ambas caras. La superficie del canal es rugosa.

Cara lateral-cubital.- Tiene una parte proximal no articular, y una parte distal que articula con el piramidal.

La parte no articular es una banda que constituye la continuidad entre las caras dorsal y palmar, con superficie semejante a la de esta última. Tiene forma de un sector de corona circular bastante regular, dada la convexidad de su borde proximal y la concavidad del borde distal, ambos muy netos. Es cóncava en la mitad dorsal, formando como un canal, e irregular en la mitad palmar. No existe una separación

marcada entre las superficies correspondientes a las tres caras, pero se aprecian bien sus límites por la orientación diversa.

La superficie articular ocupa la parte distal-dorsal. Es una concavidad muy regular, con un borde proximal en forma de semicircunferencia. Este borde es una fina arista, muy saliente en la zona proximal y dorsal, y menos saliente, aunque bien marcada, en la zona palmar, en la que forma una inflexión, aproximándose al plano mesial. Su borde distal forma un ángulo aproximadamente recto, con vértice mesial. Sus lados son dos aristas que constituyen la separación de las facetas articulares para el piramidal y para el ganchudo.

En su conjunto, la carilla articular tiene forma bastante aproximada de un octante de esfera.

Cara distal.- Es totalmente articular. Presenta dos carillas articulares: una en la parte radial, para el grande; y otra en la parte cubital, para el ganchudo.

Ambas facetas son alargadas en sentido dorsal-palmar, y están separadas por una arista saliente en sentido distal, de modo que las superficies articulares ocupan una posición distal-lateral. Ambas son algo cóncavas junto al borde dorsal, por lo cual este borde forma un ángulo obtuso de lados poco curvos. El vértice de este ángulo es el comienzo de la arista entre ambas facetas, que sigue en su primer tercio un trayecto rectilíneo, oblicuo unos  $45^\circ$  respecto al plano mesial; en sus dos tercios restantes sigue este plano, formando un ángulo bien definido con el tramo anterior. Este segundo tramo forma un arco cóncavo regular.

La faceta para el hueso grande es más ancha en su parte dorsal que en su parte palmar. Es cóncava junto al borde dorsal, pero enseguida se hace convexa, y luego cóncava. La convexidad forma un saliente alargado a partir del vértice de la arista entre ambas facetas, en ángulo de unos  $90^\circ$  con el primer tercio de la arista, que termina en el límite entre las caras dorsal y lateral-radial. El borde dorsal es muy definido. El borde lateral es el límite de la cara lateral-radial, siguiendo el canal que se ha descrito. Este borde puede ser bien definido, pero también puede existir una faceta alargada siguiendo el borde distal del canal, siempre en correspondencia con otra estructura semejante en el escafoides. La parte central del canal queda siempre como un tubo muy definido entre el escafoides y el semilunar.

La faceta para el hueso ganchudo es cóncava, alargada, con la parte palmar más ancha que la dorsal. Puesto que ambas facetas terminan siendo cóncavas, el borde palmar de la cara presenta también un ángulo obtuso de lados cóncavos. Tomando como referencia los puntos extremos de la arista entre ambas facetas, que son los vértices obtusos palmar y dorsal que se han señalado, la faceta para el grande se extiende más en sentido dorsal, y la faceta para el ganchudo se extiende más en sentido palmar.

Cara dorsal.- Es cóncava, de superficie irregular, con orificios. Puede presentar algún pequeño tubérculo en su zona distal-cubital.

El borde proximal hace saliente sobre ella, formando un canal que se continúa con los canales laterales que se han descrito. Sus bordes laterales son, por tanto, cóncavos. Su borde distal tiene forma poligonal de lados cóncavos correspondientes a los bordes de las diversas carillas articulares.

Cara palmar.- Es convexa, alargada en sentido longitudinal. La forma de sus bordes ha sido indicada al describir las demás caras que la limitan.

Hay que señalar la presencia de un tubérculo en su parte distal.

SEMILUNAR - MEDIDAS

Valores en milímetros, en las piezas indicadas al comienzo de cada columna, entre los puntos señalados al comienzo de cada fila.

	<i>Scelidothorium</i>				<i>Scelidodon</i>				
piezas	539	755	477	758	<i>bravardi</i>	<i>carlesi</i>	<i>capellinii</i>	<i>tarijensis</i>	
	d	d	i	i	d	d	i	d	i
puntos									
<u>proximal-distal, máximo</u>									
	40								
<u>transversal, máximo</u>									
	62								
<u>4-11</u>	45								
<u>11-14</u>	32								
<u>dorso-palmar, junto al piramidal</u>									
	58								
<u>dorso-palmar, oblicua, longitud articular máxima</u>									
	85								
<u>dorso-palmar, máximo</u>									
	66	57	64				64		
<u>dorso-palmar, dimensión máxima (aproximadamente 4-41)</u>									
	74								
<u>transversal articular proximal, en plano frontal</u>									
	43	43							
<u>cara radial, anchura mínima del canal</u>									
	9								
<u>cara dorsal, proximal-distal, máximo</u>									
	32	25							
<u>cara dorsal, transversal, máximo</u>									
	46								
<u>cara dorsal, anchura articular</u>									
	45								
<u>cara palmar, proximal-distal</u>									
	29	26							
<u>cara palmar, transversal</u>									
	32	28							

## PIRAMIDAL - DESCRIPCION BASICA

Es el hueso mayor del carpo, compacto, con forma aproximada de prisma triangular de bases proximal y distal. El hueso es oblicuo al conjunto de la mano, estando inclinada su parte proximal en sentido lateral. Articula con cinco huesos: cúbito, radio, semilunar, pisiforme y ganchudo.

Cara proximal.- Está ocupada casi totalmente por una extensa superficie articular, prácticamente plana, en forma aproximada de triángulo curvo de lados convexos con vértices muy redondeados. Los tres vértices son: mesial-dorsal, mesial-palmar, y lateral.

El borde suele ser muy definido en todo el contorno, incluso formando un reborde saliente, excepto hacia la cara mesial, por la cual se extiende algo la superficie articular. El lado mayor y más recto es el lado mesial; el lado menor es el palmar-lateral; y el lado más convexo es el dorsal-lateral, siendo el vértice lateral el más redondeado.

Cara mesial.- Es rugosa, irregular. Por su parte proximal desborda algo la superficie articular proximal; esta banda es la que contacta con el radio en la abducción extrema de la mano.

En su parte distal, hacia la mitad, la cara presenta una carilla articular para el semilunar.

El borde dorsal de la cara es convexo, siguiendo un fuerte tubérculo que existe en la parte mesial de la cara dorsal. La cara es cóncava entre este borde y la faceta para el semilunar, con numerosos orificios en la parte más excavada, que se continúa con semejantes características junto al borde proximal hasta el ángulo proximal-palmar.

En la parte palmar de la cara existe un tubérculo de superficie bastante lisa, separado por una fosa alargada de la parte articular terminal. La superficie del tubérculo se continúa hasta el ángulo palmar-distal.

La faceta para el semilunar está en un tubérculo saliente en sentido mesial-distal hacia el centro de la cara. Es convexa, de contorno trapezoidal, con vértices obtusos proximal y distal. Su borde distal es la arista de separación con la faceta para el ganchudo, en diedro agudo. Sus bordes proximal-dorsal y proximal-palmar son los límites de las fosas

entre este tubérculo articular y los otros dos tubérculos que se han señalado.

Cara lateral.- Con más propiedad se le debería llamar "borde lateral". En efecto, la cara lateral ha quedado reducida a una arista redondeada entre las caras dorsal y palmar, aproximadamente recta, de superficie más lisa que la de ambas caras.

Cara dorsal.- Lo más característico de la cara es la presencia de un amplio tubérculo, de superficie lisa, en su parte mesial. La parte lateral de la cara es convexa, y se prolonga sin discontinuidad hasta alcanzar el borde lateral con la cara palmar, como se ha indicado.

Por la proximidad del tubérculo, el borde mesial de la cara es convexo. También lo es el proximal. El lateral es recto. El borde distal es el de la cara articular con el ganchudo.

Como accidentes en la cara, además del tubérculo, hay que señalar dos crestas transversales, proximal y distal, que dejan entre ellas en toda la parte central de la cara una zona cóncava con numerosos orificios.

En el centro de la cara, junto al borde distal, hay otra profunda foseta, algo alargada transversalmente.

Cara palmar.- De superficie rugosa en su mayor parte, presenta una carilla articular para el pisiforme en su zona proximal-mesial.

El borde proximal es convexo. El borde mesial, el más corto, es el borde de la carilla articular en la parte proximal, y luego queda un pequeño tramo cóncavo hasta el borde distal.

El borde distal es el borde de la faceta del ganchudo. Está bien marcado el ángulo mesial; el lateral es muy redondeado. La mitad mesial del borde es un arco cóncavo, inclinado en sentido proximal-distal; la mitad lateral es recta, paralela al borde proximal.

El borde lateral, aproximadamente recto, es una arista redondeada que sirve de separación a las caras palmar y dorsal, ya que se puede considerar que no existe la cara lateral.



La carilla para el pisiforme es de forma aproximada elipsoidal, con el eje mayor transversal. Es convexa, con una parte mayor distal y otra menor proximal que forman diedro muy obtuso, que acentúa la convexidad de la faceta. Tiene un borde muy neto en todo su contorno, excepto, a veces, en la parte proximal. En esta zona el borde puede terminar separado del borde de la cara articular proximal; puede también formarse un único borde de separación de ambas caras articulares; o pueden continuarse ambas facetas sin separación, en ángulo de casi 90°.

El resto de la cara lo constituyen: una fosa alargada, oblicua en sentido proximal-mesial a distal, muy marcada; una zona distal de superficie más lisa; y una parte cóncava hasta la arista lateral.

Cara distal.- Es articular en su totalidad, ocupada por la faceta para el ganchudo. Es alargada en sentido transversal; convexa en sentido dorsal-palmar; convexa también en su zona lateral-externa; y cóncava en su zona mesial, que es saliente en sentido distal.

Esta concavidad se une distalmente con la faceta articular para el semilunar, que es convexa, con lo que se forma un tubérculo alargado, como un diente, que encaja entre el semilunar y el ganchudo. La arista de este diente es más aguda en su lado dorsal que en su lado palmar, y puede presentar un reborde rugoso en algunos sitios.

El borde dorsal presenta una inflexión cóncava hacia su mitad; se continúa en arco regular de 180° hasta la cara palmar; y a continuación puede existir un pequeño entrante de superficie no articular hasta la mitad de la cara. La mitad mesial de la cara se extiende en sentido proximal por la cara mesial hasta la mitad de la longitud del hueso.

PIRAMIDAL - MEDIDAS

Valores en milímetros, en las piezas indicadas al comienzo de cada columna, entre los puntos señalados al comienzo de cada fila.

piezas	<i>Scelidothorium</i>						<i>Scelidodon</i>			
	541	755	477	758	<i>bravardi</i>	<i>carlesi</i>	<i>capellinii</i>	<i>tarijensis</i>		
	d	d	i	i	d	d	i	d	i	d
puntos										
6-7		52				55	55			
6-8						58	58			
6-10					52					65
6-11					20			26	34	34
7-9		37				45	45			
<u>dorso-palmar, articular, proximal</u>										
		42				44	44			
7-10		37		44		37	37			
9-11					40					
10-11		45			42					
<u>cara palmar, proximal-distal, máximo</u>										48
<u>proximal-distal, máximo</u>										
		42		46						
<u>dorso-palmar, máximo</u>										
	58	52.5			60		57			
<u>transversal, proximal</u>										
						55				
<u>transversal, máximo (distal)</u>										
		62		60						
<u>faceta del cúbito, dorso-palmar</u>										
		48								
<u>faceta del cúbito, transversal</u>										
		44								
<u>faceta del pisiforme, proximal-distal</u>										
		24								
<u>faceta del pisiforme, transversal</u>										
		29								
<u>faceta del semilunar (casi rómbica), diagonal mayor (casi dorso-palmar)</u>										
		25								
<u>faceta del semilunar, diagonal menor (casi proximal-distal)</u>										
		20								
<u>faceta del ganchudo, cubital-radial, máximo</u>										
		55								

## PISIFORME - DESCRIPCION BASICA

Es el hueso más pequeño de la fila proximal. Presenta, no obstante, un notable desarrollo, aunque sin alcanzar las proporciones que tiene en otros graviógrados (*Megatherium*). Articula con el piramidal, siendo como un tubérculo palmar de éste.

Tiene forma aproximada de cuña elipsoidal poco alargada, de vértices y aristas redondeados, que a veces se aproxima a la forma de un cilindro truncado, poco elevado, siendo la base la cara articular.

Existen, por tanto, una cara articular, basal, que es la cara dorsal; una cara palmar; y una superficie continua, redondeada, entre ambas, que se puede denominar superficie lateral del hueso. La cara dorsal está algo inclinada en sentido mesial. La cara palmar está inclinada en sentido lateral-distal, zona en la que presenta el hueso su menor espesor. Toda la superficie no articular tiene las características de los demás huesos del carpo.

Cara dorsal.- Se la debería denominar, con más propiedad, cara basal. Es totalmente articular.

La faceta articular tiene forma de elipse muy poco alargada, cóncava según el eje menor, pudiendo ser la concavidad uniforme, o presentar una línea de mayor concavidad, en correspondencia con la forma indicada para la faceta del piramidal. Sin embargo, hay que señalar que la faceta del pisiforme es mayor que la del piramidal.

Los bordes de la faceta son muy marcados, en arista aguda en los lados menos curvos, en posición aproximada proximal y distal; y menos salientes en los extremos del eje mayor de la elipse.

Cara palmar.- Es de forma elipsoidal, convexa, con estrías longitudinales según su eje mayor. Su superficie es más lisa que la superficie lateral, sin apenas orificios.

Superficie lateral.- Es convexa en su conjunto, tanto en sentido longitudinal como transversal. Presenta una zona de superficie más plana, a veces incluso cóncava en sentido longitudinal, en la parte proximal-mesial, que es la de mayor longitud y anchura del hueso.

PISIFORME - MEDIDAS

Valores en milímetros, en las piezas indicadas al comienzo de cada columna, entre los puntos señalados al comienzo de cada fila.

piezas	<i>Scelidothorium</i>				<i>Scelidodon</i>			
	755	477	758	<i>bravardi carlesi</i>	<i>capellinii</i>	<i>tarijensis</i>		
	d	i	i	d	d	i	d	i
puntos								
<u>proximal-distal articular</u>							35	47
<u>transversal articular</u>							30	51
<u>dorso-palmar</u>							26	

TRAPEZOIDES - DESCRIPCION BASICA

Es el más pequeño de los huesos del carpo. Es el primer hueso de la fila distal, pero hay que tener presente que falta el trapecio.

Tiene forma muy irregular, con una parte dorsal que constituye la casi totalidad del hueso, y una reducida parte palmar. Articula con cuatro huesos: escafoides, grande, primero y segundo metacarpianos, por sus caras proximal, mesial, lateral y distal, respectivamente. La posición del primer metacarpiano respecto al trapezoides se ha de considerar lateral, real y morfológicamente, ya que al no existir el trapecio, el metacarpiano llega a articular con el escafoides.

Cara proximal.- Es totalmente articular, de superficie alabeada, con una prominencia hacia la parte palmar-mesial, y una concavidad hacia la parte dorsal-lateral.

Su forma resulta aproximadamente triangular de lados curvos, con un lado mayor cóncavo, el lado mesial, que es cóncavo también en sentido proximal; un lado dorsal convexo, algo cóncavo también en sentido proximal; y un lado lateral que se continúa con el palmar, convexo, que es cóncavo en sentido distal.

Cara dorsal.- Es alargada en sentido transversal, de superficie rugosa, con orificios.

Su borde proximal es algo convexo. Su borde distal forma un ángulo de lados cóncavos, el mesial más extenso que el lateral. El borde lateral forma ángulo obtuso con el distal. El borde mesial suele formar un ángulo obtuso convexo, con lo cual la cara viene a tener la forma de un exágono alargado.

Cara palmar.- Sólo señalar que está reducida a una pequeña superficie convexa.

Cara mesial.- Es alargada, cóncava, y sus bordes son también cóncavos en sentido proximal, en correspondencia con la reducción y elevación de la parte palmar.

La cara está formada por dos bandas, proximal y distal. La banda proximal es una continuación de las superficies de las caras dorsal y palmar. La banda distal es la faceta para el hueso grande, que no llega a alcanzar la cara dorsal. El borde distal es la arista de separación con la faceta del metacarpiano II, bien marcada. Puede ocurrir que la faceta ocupe la totalidad de la cara en la parte palmar.

Cara lateral.- Está muy reducida.

Cara distal.- Es irregular, articular en su totalidad con el metacarpiano II.

Está formada por dos facetas cóncavas: una mayor, de orientación distal-mesial; y otra menor, de orientación distal-lateral. Estas facetas forman como una cuña obtusa que encaja en el metacarpiano.

La faceta menor alcanza poco más de la mitad dorsal del hueso. La faceta mayor es más cóncava y más extensa en su mitad dorsal; sufre luego una acusada inflexión en sentido proximal; y luego otra inflexión contraria en la parte palmar, en la que también es cóncava. Tiene, por lo tanto, forma de S en perfil lateral. La arista de separación con la primera faceta se extiende hasta la segunda inflexión de la S, y el último tramo lo forma la arista de separación con la faceta del metacarpiano I, más aguda.

*Scelidothorium*

*Scelidodon*

piezas	539	755	477	758	bravardi	carlesi	capellinii	tarijensis		
	d	d	i	i	d	d	i	d	i	
puntos										
15-16	15									
15-18	39		≈37			32				
16-17	28	22.5			29		28			
17-18	25									
dorso-palmar, máximo										
	44.5		37.5			45				
transversal, máximo										
			42					44	42	
cara dorsal, proximal-distal, máximo										
	26	14			21	23		23	24	24
cara dorsal, transversal, máximo										
	43.5		27		40	33	35		40	
cara palmar (apófisis palmar), proximal-distal										
	≈11									
cara palmar (apófisis palmar), transversal										
	21									

## HUESO GRANDE - DESCRIPCION BASICA

Es el hueso central de la fila distal, de tamaño algo menor que el ganchudo. Es de forma irregular, con carillas articulares, casi todas alabeadas, para seis huesos: escafoides, semilunar, trapezoides, ganchudo y metacarpianos II y III.

Su parte dorsal es más distal que la parte palmar, y ésta es mayor, ya que el hueso se ensancha en ella, siendo su dimensión longitudinal sensiblemente igual a la transversal, mientras que en la parte dorsal el hueso es alargado en sentido longitudinal.

Cara proximal.- Es totalmente articular, con dos facetas, para el escafoides y el semilunar.

Estas dos facetas son alargadas en sentido dorsal-palmar, separadas por una arista que es algo cóncava junto al borde dorsal, pero enseguida se hace convexa. Las dos facetas forman ángulo de unos 90° en sus extremos dorsal y palmar, y menor hacia el centro del hueso, que es la zona más proximal. Por lo tanto, la cara forma una cuña alargada y redondeada, que encaja entre el escafoides y el semilunar.

El borde dorsal forma un ángulo de lados muy desiguales, con vértice hacia la parte proximal-radial. El lado mayor, algo convexo en sentido dorsal y algo cóncavo en sentido distal, corresponde a la faceta del semilunar. El lado menor, de forma semejante, a veces muy poco desarrollado, corresponde a la faceta del escafoides.

El borde radial, convexo, presenta una escotadura en sentido proximal hacia la parte palmar. La faceta para el escafoides es más ancha en la parte palmar que en la dorsal, alcanzando el límite de la cara dorsal, y extendiéndose hasta más de la mitad de la cara palmar.

El borde palmar forma un ángulo con vértice proximal, cuyo lado cubital es el borde de la faceta del semilunar.

El borde cubital lo constituye la arista de separación con la faceta para el ganchudo. La arista es cóncava, regular, más aguda en el extremo dorsal, terminando en cuña en la cara dorsal o bien en un tubérculo poco separado del borde. Hacia la parte palmar termina en un

tubérculo articular menos agudo, formando la arista un ángulo recto y dirigiéndose hacia la cara cubital.

Por lo tanto, la faceta para el semilunar es alargada en sentido dorsal-palmar, cóncava en la parte dorsal y convexa en la palmar, en una prolongación en forma de gancho. Los bordes dorsal, radial y palmar de esta faceta forman un arco convexo de más de 270°.

Cara radial.- Presenta una faceta distal en forma de banda, a veces muy estrecha, para la articulación con el trapezoides.

El resto de la cara lo constituye una banda alargada en forma de canal entre el borde proximal, que es el límite de la faceta del escafoides y es saliente sobre ella, y el borde de la faceta distal, también saliente. La superficie de este canal es semejante a la de las caras dorsal y palmar, con las que se continúa.

Cara cubital.- Esta cara, reducida, presenta en su mitad proximal una carilla articular para el ganchudo, estrecha, alargada, ensanchada en los extremos.

La mitad distal es una banda estrecha no articular, también ensanchada en los extremos. El borde distal, cóncavo, es el de la faceta para el metacarpiano III. Al corresponderse esta concavidad con la del borde proximal, la cara resulta con un estrechamiento central; una parte mayor, palmar; y otra menor, dorsal. Puede ocurrir que la faceta para el ganchudo se extienda hasta el borde distal en la zona dorsal, interrumpiendo la banda de superficie no articular.

Cara distal.- Presenta una amplia faceta para el metacarpiano III, otra menor para el metacarpiano II, y una pequeña superficie no articular entre ambas.

La faceta del metacarpiano III es alargada en sentido dorsal-palmar, de forma arriñonada, con la concavidad hacia el lado radial. La superficie es alabeada, orientada en sentido distal-cubital. La mitad dorsal es convexa, formando un saliente alargado transversalmente, inclinado en sentido cubital-dorsal a radial-palmar. La inflexión cóncava se localiza hacia la mitad de la faceta. La parte palmar es plana. El borde es muy neto en todo su contorno.

La faceta para el metacarpiano II es también arriñonada, con su concavidad enfrentada con la de la otra faceta, y también alabeada, pero en ella la parte plana es la dorsal y la convexa la palmar. Es de menor



extensión que la otra faceta, que la sobrepasa en sentido dorsal, y más aún en sentido palmar. Su borde es bien definido.

Entre estas dos facetas se encuentra una zona de superficie no articular, que es como un entrante alargado de la cara palmar, estrecho al comienzo, y que luego se ensancha en forma de bulbo hasta más de la mitad del hueso. Esta zona marca la separación proximal entre los metacarpianos II y III, que sólo contactan en la parte dorsal. No obstante, en algún caso estos dos metacarpianos pueden llegar a contactar también en la parte palmar, y entonces la superficie no articular queda aislada en el centro del hueso, como fondo de saco proximal de un canal entre ambos metacarpianos.

Cara dorsal.- Es alargada en sentido proximal-distal. Presenta un tubérculo en la parte proximal, y dos marcadas depresiones laterales que se continúan con los canales laterales. Ya se han descrito sus bordes.

Cara palmar.- Presenta un tubérculo alargado transversalmente en la parte distal, siendo cóncava la parte proximal. Presenta también las dos depresiones laterales de entrada a los canales. Quedan descritos anteriormente sus bordes.

GRANDE - MEDIDAS

Valores en milímetros, en las piezas indicadas al comienzo de cada columna, entre los puntos señalados al comienzo de cada fila.

	<i>Scelidothorium</i>				<i>Scelidodon</i>				
piezas	539	755	477	758	<i>bravardicarlesi</i>	<i>capellinii</i>	<i>tarijensis</i>		
	d	d	i	i	d	d	i	d	i
puntos									
12-14	26		19	27		23			
12-15							≈37		42
12-21			20						
12-21'							26		41
12-22	39	38,5		35		41		40	
12-40				42,5					
13-22	35								
14-22	34	28	28	36		37	33		38
15-21			26			37			
22-44				58					
máxima dimensión del hueso (aproximadamente 22-40)									
	66								
proximal-distal									
	56								
proximal-distal en parte dorsal									
	37								
proximal-distal, en parte palmar									
	40								
cara dorsal, proximal-distal, en el centro									
	31								
cara dorsal, proximal-distal, máximo									
	37	30							
cara dorsal, transversal máximo									
	36								
dorso-palmar, máximo									
	51	44	51	58					
transversal, máximo									
	41								
40-41	17								
40-44	30			27					
40-45	34								
cara palmar, proximal-distal en 40									
	31	22	≈26		27				

	<i>Scelidothorium</i>						<i>Scelidodon</i>			
piezas	539	755	477	758	<i>bravardi</i>	<i>carlesi</i>	<i>capellinii</i>		<i>tarijensis</i>	
	d	d	i	i	d	d	i	d	i	d
puntos										
<u>44-45</u>		19								
<u>44-46</u>			35							
<u>cara palmar, transversal máximo</u>										
	36	40	42		40					

### GANCHUDO - DESCRIPCION BASICA

Es un hueso aplastado en sentido proximal-distal, con carillas articulares alabeadas, especialmente amplias las proximales y distales. Es más grueso en su parte dorsal y en su parte mesial que en la palmar y la cubital. Articula con cinco huesos: con el semilunar y el piramidal por su cara proximal; con el grande por su cara mesial; y con los metacarpianos III y IV por su cara distal.

Cara proximal.- Es totalmente articular, con una extensa faceta para el piramidal y otra menor para el semilunar.

La faceta para el piramidal es alabeada, con una zona plana hacia el ángulo dorsal-lateral, y una zona convexa hacia el ángulo palmar-mesial. En este ángulo el hueso forma un fuerte tubérculo, elevado en sentido proximal.

El borde dorsal de la faceta es prácticamente recto. El borde lateral es oblicuo en sentido mesial, formando la cara un ángulo con vértice redondeado dorsal-lateral. El borde mesial lo constituye la arista que la separa de la faceta para el semilunar. Es convexo en sentido mesial en la inflexión cóncava de la cara, en algo más de la mitad de su extensión; y oblicuo en sentido palmar-lateral en el tubérculo proximal. El borde palmar es cóncavo desde la cara palmar, aparte de serlo por la inflexión de la superficie articular.

La faceta para el semilunar es alargada en sentido dorsal-palmar. Es convexa en sentido mesial, excepto cerca de la cara dorsal, en donde se hace plana o a veces algo cóncava. Es convexa también en sentido distal en casi toda su extensión desde la cara dorsal. Forma un

ángulo obtuso con la faceta para el piramidal, que es casi recto en el tubérculo proximal.

Su borde dorsal, corto, puede ser recto, formando ángulo obtuso con el borde de la otra faceta, extendiéndose ambas facetas en ese caso hasta la superficie dorsal; o bien que el contacto entre ambas facetas se produzca algo alejado de la superficie dorsal, en cuyo caso la cara dorsal hace ángulo agudo, entrante en sentido palmar.

Su borde distal es la arista de separación con la faceta para el hueso grande, convexa en sentido distal en la mayor parte de su longitud desde la cara dorsal, y algo cóncava cerca de la cara palmar. El borde palmar es variable en su relieve, bastante recto generalmente, oblicuo en sentido proximal-distal.

Toda la faceta está inclinada hacia el lado mesial.

Cara mesial.- Presenta una carilla articular para el hueso grande en su parte proximal y dorsal, y una parte no articular. Es más ancha en su parte palmar, estrechándose hacia la dorsal, con la anchura menor cerca del borde dorsal, donde se oponen las concavidades de las facetas para el semilunar y para el metacarpiano III.

La faceta articular tiene límites bien definidos, pero su superficie es más irregular que las de las demás facetas del hueso, con pequeñas rugosidades. Es cóncava junto al borde dorsal, y convexa en el resto. El borde distal, corto, es la arista de separación con la faceta para el metacarpiano III, aunque puede ocurrir que ambas facetas estén separadas.

La parte no articular de la cara es una fosa triangular abierta en sentido palmar.

Cara lateral.- Es mucho menor que las demás caras del hueso. Es de superficie bastante lisa en la parte dorsal, en la que es convexa; y más estrecha, cóncava, y de superficie irregular, en la parte palmar.

No obstante, en la parte distal de la cara puede existir una superficie más lisa, semejante a una superficie articular, pero sin formar una verdadera faceta. En ella podría apoyar el metacarpiano V.

Cara dorsal.- Es una superficie de contorno poliédrico, rugosa, con orificios. Como accidentes más notables y constantes cabe señalar: un tubérculo en su zona mesial-distal; una fosa en la parte central-distal; y otro tubérculo más aplastado en la zona lateral.

Su borde distal hace ángulo convexo en la parte central-lateral, cuyos lados son los bordes de ambas facetas, y ángulo cóncavo en la parte central-mesial, correspondiente a la concavidad de la faceta del metacarpiano III. Los bordes laterales son bastante rectos. Anteriormente se ha descrito la forma del borde proximal, que es el borde dorsal de la cara proximal.

Cara palmar.- Hay que señalar la presencia en esta cara de un tubérculo alargado en arco cóncavo hacia el piramidal, más saliente en su parte media, que corresponde a la parte mesial-distal.

También hay que señalar una amplia fosa entre el tubérculo y el borde de la carilla articular para el piramidal.

Cara distal.- Es totalmente articular, con dos amplias facetas para los metacarpianos tercero y cuarto.

La faceta para el M IV es más regular, alargada en sentido dorsal-palmar, cóncava en sentido transversal. El borde dorsal es convexo en sentido dorsal y en sentido proximal. El borde mesial es la arista obtusa que la separa de la faceta del M III. El borde palmar es redondeado, continuándose con el borde lateral, que forma un arco poco convexo. El ángulo dorsal-lateral se marca bien, más aún si la cara lateral presenta esa superficie de contacto con el M V que se ha señalado.

La faceta para el M III es menos alargada, a veces casi redondeada. Es más cóncava junto al borde dorsal, y menos en el palmar. Es algo convexa en sentido distal, y algo alabeada hacia el borde mesial.

Esta faceta está algo inclinada en sentido mesial, mientras que la del M IV tiene una inclinación más acusada en sentido lateral. Esto hace que la cara presente un saliente distal en forma de cuña obtusa, a veces de diedro casi recto, algo convexa.

El borde palmar de la cara presenta un ángulo entrante de lados curvos, que son los bordes convexos de las facetas.

## GANCHUDO - MEDIDAS

Valores en milímetros, en las piezas indicadas al comienzo de cada columna, entre los puntos señalados al comienzo de cada fila.

[illegible]

**METACARPO****ÍNDICE**

FOTOGRAFÍAS, en norma: M II, seis caras. Lám. XVII	529
M III, seis caras. Lám. XVII	529
M IV, seis caras. Lám. XVIII	531
M V, seis caras. Lám. XVIII	531
DESCRIPCIÓN BÁSICA Y MEDIDAS	
PRIMER METACARPIANO: DESCRIPCIÓN BÁSICA	211
Caras proximal, dorsal, palmar y mesial	212
Caras lateral y distal	213
MEDIDAS	213
SEGUNDO METACARPIANO: DESCRIPCIÓN BÁSICA	214
Cara proximal	214
Faceta para el trapezoides	214
Faceta para el grande	215
Cara distal	215
Cuña central	215
Faceta mesial	215
Faceta lateral	216
Cara dorsal	216
Cara palmar	217
Cara mesial	217
Faceta para el metacarpiano III	217
Carilla articular menor	217
Otros accidentes	218
Cara lateral	218
MEDIDAS	220
TERCER METACARPIANO: DESCRIPCIÓN BÁSICA	221
Cara proximal	221
Faceta para el grande	221
Faceta para el ganchudo	222
Cara distal	222
Cuña central	223
Facetas laterales	223
Caras dorsal y palmar	224

Cara radial	225
Faceta para el metacarpiano II	225
Otros accidentes	226
Cara cubital	226
Faceta para el metacarpiano IV	226
MEDIDAS	227
CUARTO METACARPIANO: DESCRIPCIÓN BÁSICA	228
Extremidad proximal	228
Cara proximal	228
Caras dorsal, palmar, mesial y externa	229
Diáfisis	230
Extremidad distal	230
Caras dorsal, palmar y mesial	230
Caras externa y distal	231
MEDIDAS	232
QUINTO METACARPIANO: DESCRIPCIÓN BÁSICA	233
Extremidad proximal	233
Diáfisis	234
Extremidad distal	235
MEDIDAS	236

## **PRIMER METACARPIANO - DESCRIPCION BASICA**

Es un hueso irregular, con una parte proximal amplia, más ancha que larga, que podría ser típica de un hueso carpiano; y una parte distal mucho menor, típica de un metacarpiano. Es claro que la parte proximal desempeña la función del desaparecido trapecio, aparte de la propia del metacarpiano.

Articula con cuatro huesos: con el escafoides, por su cara proximal; con el trapezoides y metacarpiano II, por su cara mesial; y con la primera falange, por su cara distal. Articula, además, con dos sesamoideos en su parte distal-palmar.

Al empezar a describir la mano, se ha señalado la reducción del dedo primero y, más en concreto, los dos estadios de reducción del metacarpiano en las formas consideradas tradicionalmente como *Scelidodon* y como *Scelidothorium*, respectivamente. Dada la reducción de la mitad distal en *Scelidothorium*, se hace la descripción general sobre el



metacarpiano de *Scelidodon*, que presenta menos modificadas las estructuras características.

Ya que el hueso es poco más largo que ancho, y de forma irregular, no presenta típicamente una extremidad proximal, una diáfisis y una extremidad distal, aunque estas estructuras sean identificables morfológicamente. Por lo tanto, se hace la descripción sobre las seis caras del hueso.

**CARA PROXIMAL.-** Está ocupada en su totalidad por la faceta articular para el escafoides. Es cóncava en general, alargada en sentido mesial-lateral, con bordes bien definidos. Está algo alabeada, de modo que la cara articular se orienta hacia adelante en su parte mesial, y hacia atrás en su parte lateral.

Varias crestas y tubérculos de la parte proximal del hueso, y el ser saliente la cara mesial, hacen que las dimensiones de la cara sean menores que las correspondientes dimensiones antero-posterior y transversal del hueso.

**CARA DORSAL.-** Es cóncava en su conjunto, en forma de ancho canal entre el borde de la faceta articular con el segundo metacarpiano, que se extiende hasta más de la mitad de la longitud del hueso, y la cresta alargada que constituye la arista lateral externa. El canal queda abierto en el tercio mesial-distal de la cara.

En el centro del borde distal de la cara hay un tubérculo pequeño, muy señalado. Por su situación corresponde al saliente dorsal del tubérculo articular con la primera falange.

**CARA PALMAR.-** Es convexa, con un amplio tubérculo en su parte central, alargado en sentido longitudinal. Existe otro tubérculo en el centro de la parte distal, y otro más en el ángulo proximal-mesial, en el borde de la cara articular con el trapezoides.

Hay un surco bien definido en la parte mesial de la cara en casi toda la longitud del hueso, a lo largo del tubérculo central y hasta casi el borde distal.

**CARA MESIAL.-** Se distinguen en ella las facetas articulares para el trapezoides y para el metacarpiano II, que forman diedro entre ellas.

La faceta para el trapezoides es alargada en sentido dorsal-palmar, y está inclinada en sentido proximal. Forma diedro a su vez en su parte media con la faceta para el escafoides.

La faceta para el metacarpiano II es de forma aproximadamente triangular, alargada, con vértice distal.

El resto de la cara está constituido por un borde redondeado, cóncavo en sentido longitudinal, entre las caras dorsal y palmar.

CARA LATERAL.- Es convexa, con un grueso tubérculo alargado en su mitad proximal, y otro tubérculo menor en su mitad distal, hacia la parte dorsal. Queda una depresión entre los dos tubérculos, y una pequeña foseta en el ángulo distal-palmar.

CARA DISTAL.- Es una cara típica articular de metacarpiano con primera falange. Presenta un tubérculo central en forma de cuña, dos carillas laterales alargadas, y una prolongación de estas cuatro superficies por la parte palmar para la articulación con dos sesamoideos. No obstante, hay que señalar que esta parte articular para los sesamoideos apenas está diferenciada de la parte articular para la falange.

---

Esta descripción corresponde al metacarpiano de *Scelidodon*. En cuanto a la configuración de este hueso en *Scelidothorium*, se puede resumir diciendo que la mitad proximal es típica, y la mitad distal está muy reducida, aunque conserva la forma característica.

---

#### METACARPIANO I - MEDIDAS

Valores en milímetros, en el M I d, de *Scelidodon tarijensis*.

<u>proximal-distal máximo, cara dorsal (es máximo del hueso)</u>	<u>53</u>
<u>proximal-distal máximo, cara palmar (entre bordes articulares)</u>	<u>44</u>
<u>transversal, máximo parte proximal</u>	<u>48</u>
<u>transversal, parte media distal</u>	<u>31</u>
<u>cara dorsal, borde articular radial</u>	<u>25</u>

---

## **SEGUNDO METACARPIANO - DESCRIPCION BASICA**

Es un hueso muy característico de la mano de los escelidoterios. Articula con cinco huesos principales: con el trapezoides y grande; con los metacarpianos I y III; y con la primera falange. Además, articula con dos sesamoideos en su parte palmar-distal.

Presenta los elementos estructurales típicos de un metacarpiano, es decir, de un hueso largo: dos extremidades y diáfisis. Pero las extremidades están poco ensanchadas, y la diáfisis es muy corta; es decir, tiene más bien la forma de un hueso corto. Por esto parece más natural hacer la descripción sobre las seis caras del hueso.

**CARA PROXIMAL.**- Es totalmente articular. Presenta dos facetas, para el trapezoides y el grande.

**Faceta para el trapezoides.**- Tiene una parte mayor, dorsal; y una parte menor, palmar.

La **parte dorsal** tiene forma de excavación triédrica en el hueso, con caras planas o cóncavas. Más propiamente, como dos excavaciones triédricas sucesivas con el mismo vértice, la segunda en la bisectriz de la primera.

El **borde dorsal** forma un ángulo obtuso, casi recto, cuyo vértice es el punto más distal de la cara. El lado lateral de este ángulo es más corto, algo convexo en sentido dorsal. El lado mesial es más largo, más inclinado en sentido proximal, y más convexo en sentido dorsal. Su extremo está en el vértice de un triedro formado por la faceta del trapezoides, la faceta del grande y la cara dorsal, que se inclina en sentido proximal. Este vértice triédrico es el punto más proximal del hueso.

El **borde mesial** es, íntegramente, la arista de separación con la faceta del grande. Hace también ángulo entrante en sentido distal.

El **borde lateral** son las aristas de separación con la faceta del primer metacarpiano y con la parte palmar de la faceta del trapezoides, que también forman ángulo de vértice distal y lados desiguales, siendo mayor el de la parte dorsal.

La **parte palmar** de la faceta para el trapezoides tiene orientación casi lateral. Se continúa con la faceta para el primer

metacarpiano, separada de ella por una arista muy obtusa. Su borde distal, que es el de la cara, está inclinado en sentido palmar. El borde proximal son las aristas de separación con la faceta del grande (parte palmar) y con la parte dorsal de la faceta (parte dorsal), aristas que se unen en vértice triédrico con la arista de separación entre la faceta del grande y la parte dorsal de la faceta del trapezoides.

Por lo tanto, existen tres triedros salientes en la cara proximal, con vértices en los tres extremos de la parte dorsal de la faceta del trapezoides. Hay que añadir un cuarto triedro, menor, de aristas muy vivas, formado por la cara palmar y las facetas del grande y trapezoides.

Faceta para el hueso grande.- Está inclinada en sentido cubital. Su borde dorsal, que suele ser recto, va desde el vértice triédrico más proximal hasta el comienzo de la faceta para el metacarpiano III, en situación más dorsal, más mesial y más distal, es decir, la arista es oblicua según esas tres direcciones.

El borde mesial, en la parte dorsal, es la arista de separación con la faceta del metacarpiano III. Es obtusa, y se extiende hasta la mitad del hueso, aproximadamente. Luego el borde llega hasta la arista de separación con la parte palmar de la faceta del trapezoides, realmente en la cara palmar, ya que la faceta del grande se extiende sobre esta cara. Es un tramo mayor que el dorsal, y el alabeamiento de la cara queda acentuado por existir un resalte proximal hacia la mitad de este tramo, con la correspondiente escotadura en el borde.

CARA DISTAL.- Es totalmente articular, para la primera falange. La superficie articular, continua, se distribuye en tres partes, en forma de una cuña central y dos facetas laterales. Las tres partes son alargadas en sentido dorsal-palmar, algo convexas en el mismo sentido, y aproximadamente paralelas.

La cuña central es notablemente regular, con la arista distal ligeramente convexa, más aguda en el extremo palmar, y más redondeada en el extremo dorsal. La arista viene a representar la mayor dimensión del hueso en sentido dorsal-palmar.

La faceta mesial forma un diedro cóncavo con el lado de la cuña central, que es más obtuso en la parte dorsal que en la palmar, con un valor en este extremo de muy poco más de un recto. La arista de este diedro es algo más convexa en sentido distal que el borde de la cuña

central, más redondeada en la parte dorsal, y más aguda en el extremo palmar.

El borde mesial es muy saliente, en forma de arista aguda, con una escotadura entrante hacia su parte media. Se continúa en arco por ambas caras dorsal y palmar, hasta alcanzar los extremos de la arista del diedro.

La faceta lateral tiene una disposición semejante. El diedro es más agudo, de aproximadamente un recto en casi toda su extensión, y la arista es más viva; es también más convexa en sentido distal que la cuña central. El borde lateral tiene una forma semejante, incluso la escotadura.

Hay que señalar, sin embargo, que la faceta lateral ocupa una posición más proximal que la faceta mesial, con lo cual el plano de simetría de la cuña es oblicuo respecto al plano axial del hueso. Las diferencias señaladas entre las facetas laterales se suman, y por tanto se hacen especialmente patentes en el borde de la cara dorsal. La cara distal, con todo, es notablemente simétrica.

CARA DORSAL.- Es la más extensa del hueso. El borde mesial y el lateral son aproximadamente rectos y paralelos en norma dorsal, mientras que los bordes proximal y distal son quebrados. La mitad mesial es más extensa que la mitad lateral de la cara.

El borde mesial es el de la faceta para el metacarpiano III en casi su mitad proximal; luego no existe ningún accidente especial que delimite las caras dorsal y mesial. El borde lateral es el de la faceta para el metacarpiano I en algo menos de su tercio proximal; luego no presenta ningún accidente especial.

La cara presenta una convexidad en su parte mesial-proximal que puede tener un cierto resalte, como una cresta. Una convexidad semejante existe en la parte lateral-proximal, en el ángulo entre el trapecoides y el metacarpiano I.

La cara es cóncava en el resto de la mitad proximal, concavidad que se prolonga por la parte mesial de la mitad distal. En el comienzo de la mitad distal de la cara, o a veces hacia el centro de la misma, existe un tubérculo bien marcado, aunque de forma variable, en general algo alargado en sentido longitudinal.

**CARA PALMAR.-** Es la menos extensa, de forma irregular. Presenta carillas articulares para dos sesamoideos en la parte distal. Esta superficie articular es la continuación, en la cara palmar, de la superficie articular distal.

La cuña central presenta una superficie no articular en el vértice y en el comienzo de la cara palmar. Su forma puede variar, ya que las caras laterales de la cuña pueden unirse en la cara palmar en su base, o no llegar a contactar. En la cuña central, la separación entre la faceta del sesamoideo y la de la falange es una arista muy obtusa.

Las dos facetas laterales distales se prolongan en la cara palmar en una longitud algo menor que su anchura, formando ángulo de poco más de un recto. Las facetas de los sesamoideos suelen terminar en un borde saliente en la cara palmar.

La cara es cóncava en su tercio distal, sin límites precisos con las caras contiguas. Hay que señalar un tubérculo muy saliente, de superficie rugosa, en el primer tercio de la cara, separado por dos canales de las caras contiguas. La cara se estrecha mucho en su parte proximal, quedando reducido su borde al de la parte palmar de la faceta del trapecoides.

**CARA MESIAL.-** Casi tan extensa como la cara dorsal, es más irregular que ésta, y con más relieve. Presenta una faceta para el metacarpiano III en su parte proximal-dorsal, y una segunda carilla articular para el mismo metacarpiano, mucho menor, en el ángulo proximal-palmar.

**Faceta para el metacarpiano III.-** El borde proximal de la faceta es la arista de separación con la faceta del grande. El borde dorsal es algo convexo, lo mismo que el borde palmar, que llega a la mitad del hueso. La faceta acaba en un ángulo distal muy redondeado, con lo que viene a tener forma triangular. Es algo cóncava en su parte distal, y plana o convexa en su parte proximal.

**Carilla articular menor.-** En el ángulo proximal-palmar de la cara suele existir una pequeña superficie lisa, como un triángulo de vértice distal muy redondeado y base en el borde de la carilla del grande, borde que a veces está redondeado en la misma forma que en la faceta dorsal, lo cual parece indicar la naturaleza articular de esta superficie.

Propiamente no es una faceta articular, puesto que, en posición normal, no contactan en ella los metacarpianos segundo y tercero; pero sí corresponde a la superficie de contacto, debemos decir de tope, de ambos metacarpianos en posición forzada de máxima concavidad longitudinal de la palma de la mano, como se estudia en otro apartado de este trabajo. Se ha hecho alusión anteriormente a otra estructura en relación con esta misma posición de la mano, al describir la cara distal del hueso grande.

Hay que señalar otros accidentes de la cara. Existe una fosa hacia el centro de la parte proximal, abierta en ese sentido por la concavidad del borde mesial, entre ambas superficies de articulación con el metacarpiano III. Es alargada en sentido distal, más o menos oblicua hacia la cara dorsal. Forma un canal con el metacarpiano III, cerrado proximalmente por la cara distal del grande.

Al final de esta fosa hay un saliente, como una cresta ensanchada, oblicua en sentido dorsal-distal.

Hacia el extremo distal de la cara, a cierta distancia del borde, existe una cresta rugosa transversal.

Estos dos salientes están unidos por una elevación del hueso de relieve variable y de orientación casi longitudinal, que limita dos concavidades de la cara, ambas oblicuas y convergentes en sentido distal, y ambas iniciadas en las caras próximas, dorsal y palmar, respectivamente. La concavidad palmar es más acusada, con bordes proximal y distal más salientes, por lo que toma la forma de un canal.

Entre la cresta transversal y el borde de la cara queda una zona de superficie más lisa, de sección cóncava longitudinal. Es más ancha en la mitad palmar, y forma una fosa hacia el centro, en donde se produce la escotadura del borde distal.

CARA LATERAL.- Es de forma irregular. La mitad proximal está inclinada en sentido palmar. Presenta una faceta para el metacarpiano I en su zona proximal-dorsal.

La faceta articular tiene forma triangular aproximada, con un borde dorsal que es el de la cara, en un tercio de su longitud, y forma ángulo agudo con el borde distal, que es oblicuo desde la cara palmar. En cuanto al borde proximal, es la arista de separación con la faceta del

trapezoides, con los dos tramos descritos, que forman entre ellos un ángulo variable.

En el resto de la cara hay que señalar una fosa oblicua a lo largo del borde distal de la faceta articular, de superficie irregular, que es más estrecha y con orificios en su parte proximal.

La cara es convexa en sus dos tercios distales, con varias crestas poco salientes que son los bordes de las concavidades de las caras dorsal y palmar, oblicuas y convergentes hacia la parte central-distal, lo mismo que en la cara mesial.



METACARPIANO II - MEDIDAS

Valores en milímetros, en las piezas indicadas al comienzo de cada columna, entre los puntos señalados al comienzo de cada fila.

	<i>Scelidothorium</i>						<i>Scelidodon</i>			
piezas	527	755	477	758	bravard	carlesi	capellinii	tarijensis		
	d	d	i	i	d	d	i	d	i	i
puntos										
<u>proximal-distal, máximo</u>										
										82
16-17	24									
16-22	14									
16-27	80	65,5		78	86	74	76	81	82	≈90
17-26	50	41	46		42		51	50		62
17-27				69						
18-22				47			48			54
18-25										66
22-24	33	30								35
22-28							48			35
25-28			35							
<u>proximal-distal en 25</u>										
		50			52				73	
27-49	46									
46-49	63	50	61	70						
47-51			37							
<u>dorso-palmar proximal, máximo</u>										
	38			45						
<u>transversal proximal, máximo</u>										
	45									
<u>dorso-palmar mínimo, hacia el medio</u>										
	35	32								
<u>transversal mínimo, hacia el medio</u>										
	31	34								
<u>dorso-palmar distal, máximo</u>										
	50	44,5		51	55					
<u>transversal distal, máximo</u>										
	38	36	39	42	38		37			47,5
47,5										
50-51	27	22	29	30						
<u>cuña distal, longitud</u>										
			47		48,5					

### **TERCER METACARPIANO - DESCRIPCION BASICA**

Es el metacarpiano más característico de los escelidoterios. Es semejante al segundo, pero de mayor anchura relativa y de mayor tamaño absoluto. Las semejanzas son notables en las caras proximal y distal.

En cuanto a las diferencias, la principal consiste en que la mitad dorsal del hueso se extiende en ángulo en sentido radial, formando un amplio tubérculo, en cuya cara proximal-lateral articula el metacarpiano II; esto causa el ensanchamiento de la cara dorsal.

Por lo demás, las caras son más definidas que en el metacarpiano II, y el hueso es más regular, con dos extremidades ensanchadas y una corta diáfisis de sección rectangular, ya que el hueso está algo aplastado en sentido dorsal-palmar.

Articula con cinco huesos principales: grande y ganchudo, metacarpianos II y IV, y primera falange. Articula además con dos sesamoideos en su extremo distal-palmar.

Por su aspecto de hueso corto, se hace la descripción sobre las seis caras del hueso.

**CARA PROXIMAL.-** Casi totalmente articular, presenta sendas facetas para el grande y el ganchudo, que ocupan aproximadamente las mitades radial y cubital del hueso, respectivamente. Son complicadas, con superficies alabeadas, entrantes y salientes en diversa orientación.

La cara tiene forma trapezoidal con un lado mayor, el dorsal; dos lados laterales en ángulos de poco menos de un recto con el lado dorsal, más largo el lado radial; y un lado palmar oblicuo al dorsal, siendo agudo el ángulo radial-palmar. Es mayor la mitad dorsal que la palmar, y es mayor también la mitad radial que la cubital. La mitad palmar es más elevada, más proximal que la mitad dorsal. El punto más proximal de la cara está aproximadamente en su centro geométrico, entre ambas facetas.

**Faceta para el hueso grande.-** Esta faceta tiene dos partes, dorsal y palmar, separadas por una constricción hacia la mitad de la faceta. Esta constricción está producida porque el borde radial forma una escotadura entrante en la cara, a veces en ángulo muy marcado, que corresponde al espacio descrito entre los metacarpianos segundo y tercero.

La parte dorsal de la faceta está fuertemente excavada, como una profunda muesca en el hueso. Es la zona más distal de la cara. Es algo alargada, y oblicua de dorsal-central a palmar-lateral.

Sus bordes radial y cubital son las aristas de separación con las facetas para el metacarpiano II y para el ganchudo, respectivamente. La primera arista alcanza la cara dorsal, pero la segunda queda normalmente a una cierta distancia de ella, y entonces la superficie de la cara dorsal se continúa hasta la arista por la cara proximal en un ángulo entre los bordes convexos de ambas facetas.

La arista de separación con la faceta del segundo metacarpiano es algo cóncava, con su punto más proximal en el extremo dorsal. La arista del ganchudo, aproximadamente paralela, es también algo cóncava, pero inclinada en sentido contrario, de modo que su punto más distal es el extremo dorsal.

La parte palmar de la faceta forma también una concavidad poco profunda, alabeada, e inclinada lateralmente. Su borde radial, después de la escotadura señalada, es la arista de separación con la pequeña faceta de la mitad palmar para el metacarpiano II. El borde palmar es convexo, y forma ángulo redondeado con el borde central. Este alcanza en arco cóncavo la arista de separación con la faceta del ganchudo. Como el borde central de esta faceta tiene también forma semejante, se produce un ángulo entrante, agudo, desde la cara palmar; es una fosa triangular, con orificios.

Faceta para el ganchudo.- Presenta dos concavidades, separadas por un saliente muy obtuso en dirección dorsal-palmar. El borde dorsal, por lo tanto, lo forman dos arcos cóncavos, con vértice hacia la mitad de su longitud.

El borde cubital es la arista de separación con la faceta para el metacarpiano IV, algo cóncava en sentido distal, y en forma de S muy alargada en norma proximal, siendo convexa en su parte dorsal y cóncava en su parte palmar.

El borde palmar es convexo en norma proximal. Presenta también un ángulo semejante al del borde dorsal, pero menos acusado. Forma un vértice muy redondeado con el borde central, que es convexo hasta alcanzar la arista de separación con la faceta del grande.

CARA DISTAL.- Es una extensa superficie articular para la primera falange, de la misma forma que en el metacarpiano II, con una cuña central y dos superficies laterales, todas alargadas en

sentido dorsal-palmar, algo convexas en el mismo sentido, y aproximadamente paralelas. La semejanza es especialmente acusada en la mitad dorsal.

La cuña central es muy poco convexa en sentido distal, y algo convexa en sentido radial. La mitad dorsal es más gruesa, estrechándose progresivamente en la mitad palmar.

La arista es muy redondeada, de superficie muy lisa, en su tercio dorsal o algo más de él; luego presenta una superficie rugosa, no articular, que puede llegar hasta cerca del extremo palmar por la arista, y extenderse algo por la cara radial de la cuña. La arista termina al mismo nivel que las facetas laterales. La cuña forma luego un saliente palmar entre los sesamoideos.

La cara lateral-radial de la cuña central tiene dos partes, aproximadamente iguales, separadas por una arista obtusa al mismo nivel que en la faceta lateral-radial. En el ángulo entre ambas superficies, extendiéndose algo en sentido dorsal a partir de la arista media, hay una parte de superficie no articular, que puede unirse con la de la arista terminal.

La cara lateral-cubital de la cuña central es uniforme, algo más extensa en su mitad palmar.

La faceta lateral-radial es mucho más extensa y definida que la cubital. Forma siempre ángulo poco obtuso con la cara lateral de la cuña. Tiene dos partes aproximadamente iguales, separadas por una arista muy obtusa. La parte dorsal es más proximal que la parte correspondiente de la faceta lateral cubital; la parte palmar acaba al mismo nivel que la parte cubital correspondiente.

El borde lateral de esta faceta es algo convexo, con una ligera inflexión hacia su mitad. Está muy marcado, en forma de arista viva, especialmente en su mitad palmar. Se continúa con el borde dorsal en ángulo redondeado.

El borde palmar es la arista de separación con la faceta del sesamoideo, bien marcada, especialmente en su ángulo lateral, que es un vértice agudo.

La faceta lateral-cubital es articular sólo en los extremos. En el extremo palmar forma un diedro obtuso con la cara lateral de la cuña. Está separada por una arista de la superficie del sesamoideo, y por un borde curvo del resto de la superficie.

En el extremo dorsal la superficie articular no tiene forma constante. Puede formar un diedro muy obtuso con la cara cubital de la cuña, con borde curvo; o ser una faceta aislada de la cuña central, poco definida. La longitud de ambas facetas es variable, en total se puede estimar en la mitad de la longitud de la cara; su superficie es reducida.

**CARA DORSAL.**- Es la más extensa del hueso. La mitad proximal resulta más amplia que la mitad distal, por sumarse en ella la prolongación del vértice cubital y la del lado radial. Es bastante lisa, con dos zonas con orificios en sus extremos proximal y distal.

Se ha descrito el borde proximal y el distal. El borde radial es, en su tercio proximal, el de la faceta para el metacarpiano II. Es cóncavo, y forma ángulo obtuso con el borde dorsal. Los dos tercios restantes son también un arco cóncavo, con la máxima concavidad en el tercio distal.

El borde cubital, en casi la mitad de su extensión, es el de la faceta para el metacarpiano IV; es cóncavo en sentido mesial, y convexo en sentido dorsal. Sigue luego otro segmento cóncavo de aproximadamente la misma longitud, hasta alcanzar un tubérculo en el ángulo distal-cubital de la cara.

La cara presenta un tubérculo en el ángulo proximal-cubital, entre los bordes de las facetas del ganchudo y del metacarpiano IV; y otro tubérculo, más acusado, en la zona distal-cubital. Entre ambos tubérculos la cara forma una amplia concavidad, que se estrecha y se hace más acusada en la mitad distal, en forma de canal oblicuo que se continúa en la cara cubital.

La parte radial de la cara presenta una cresta oblicua cerca del borde. Es cóncava en sentido dorsal.

**CARA PALMAR.**- Excepto las facetas distales para los sesamoideos, toda la cara es una concavidad entre ambas extremidades, que son salientes en sentido palmar. La mayor parte de ella es también cóncava transversalmente.

Es bastante lisa y regular. Presenta finas crestas oblicuas en sentido proximal-cubital a distal-radial, entre las que suele haber algunas más salientes. Hay que señalar una cresta más marcada, oblicua en la misma dirección, hasta la base de la cuña central. Esta cresta acentúa la concavidad de la cara en su parte distal, y delimita una fosa en el ángulo distal-cubital de la cara.

Cada una de las superficies articulares para los sesamoideos consta de dos facetas, sobre la parte lateral de la cuña central y sobre la parte distal de la cara, en ambos lados. La superficie para el sesamoideo radial es más definida, más regular y más amplia. La faceta lateral es alargada transversalmente. Queda descrito su borde distal. Su borde proximal forma ángulo redondeado con el lateral. La faceta lateral forma diedro poco obtuso con la faceta central. Esta es alargada en sentido longitudinal, con ángulo proximal agudo.

La superficie articular para el sesamoideo cubital presenta bien desarrollada la faceta central, y muy reducida la faceta lateral. Forman en realidad una única superficie curva, de límites poco definidos en su parte lateral.

En la parte palmar de la cuña central queda una superficie no articular, oblicua al eje del hueso. La base de la cuña forma un saliente redondeado en sentido palmar.

CARA RADIAL.- La cara está comprendida entre dos bordes cóncavos, el dorsal y el palmar, con un ensanchamiento proximal y otro distal. La mitad proximal de la cara resulta bastante irregular, por la presencia del tubérculo que soporta la articulación con el metacarpiano II, y por la irregularidad del borde proximal.

La faceta para el metacarpiano II es alabeada, cóncava o plana en la zona proximal-dorsal, y convexa en la distal-palmar. Su borde es muy neto en todo su contorno.

El borde dorsal es algo convexo, y el borde palmar algo cóncavo, aproximadamente paralelos. El borde proximal es cóncavo, con ángulos bien definidos con los bordes contiguos. El borde distal es convexo, y oblicuo en sentido proximal-dorsal a distal-palmar. Presenta un vértice dorsal obtuso redondeado, apenas marcado, y un vértice palmar también redondeado.

El tubérculo articular ocupa normalmente algo menos de la mitad dorsal del hueso en su parte proximal; excepcionalmente, puede alcanzar o superar algo la mitad del hueso.

En el ángulo proximal-palmar de la cara existe otra pequeña faceta para articulación forzada con el metacarpiano II, como se ha descrito anteriormente.

La cara presenta otros accidentes. El centro de su mitad proximal está ocupado por una marcada fosa, con orificios. La delimitan dos crestas que se inician en los extremos de las carillas articulares y se dirigen en arco cóncavo hacia el tercio distal de la cara, donde convergen. La cresta de la parte palmar constituye el borde de la cara en su mitad proximal.

Cerca del borde distal existe una cresta transversal en toda la extensión de la cara. La cresta forma un ángulo curvo entrante en la cara en su mitad, dejando una fosa alargada, ensanchada en su parte central, entre la cresta y el borde distal.

La cara presenta dos concavidades en su tercio distal, una en la parte dorsal y otra en la parte palmar, entre las dos crestas que hemos señalado y la cresta transversal; estas concavidades se continúan con las caras dorsal y palmar. En el centro del tercio distal de la cara se forma un tubérculo en la unión de estas crestas.

CARA CUBITAL.- Es semejante a la radial, aunque más estrecha y menos ensanchada en sus extremos. Presenta una amplia faceta para el metacarpiano IV, de bordes bien definidos.

La faceta para el metacarpiano IV ocupa todo el ángulo proximal-dorsal de la cara. Es algo alabeada, convexa en el vértice proximal-dorsal, y cóncava o plana en los ángulos proximal-palmar y dorsal-distal. El borde proximal, que es el de la cara, algo cóncavo en sentido distal, suele tener forma de S muy alargada, de acuerdo con la forma alabeada de la faceta. El borde dorsal es convexo, con ángulo distal redondeado. Desde este ángulo hasta el ángulo proximal-palmar, el borde no es un arco convexo continuo, sino que presenta una concavidad en su parte central, que hace entrante en la faceta.

La cara presenta una fosa oblicua en su mitad proximal, junto a la faceta articular. El tercio distal tiene una forma semejante a la de la cara radial, aunque no tan claramente delimitadas las fosas y las crestas.

METACARPIANO III - MEDIDAS

Valores en milímetros, en las piezas indicadas al comienzo de cada columna, entre los puntos señalados al comienzo de cada fila.

	<i>Scelidootherium</i>				<i>Scelidodon</i>						
piezas	528	755	477	758	<i>bravardi</i>	<i>carlesi</i>	<i>capellinii</i>	<i>tarijensis</i>			
	d	d	i	i	d	d	i	d	i	d	i
puntos											
20-21	34	33	31	37		28					
20-22		53	56	63		53	≈57	59	61	61	
20-24			73				≈77	80			
20-31	84										
20'-31					≈82		92	91	100	102	
20-32		62		85			71			88	
20-43				32							
21-22		29									
21-30	71				≈65	76	77	78	93	93	
21-31		78	81	94		87					
22-24	30	29					35		35	35	
22-29					≈57	65	71	72	75	74	
22-30		55	67								
22-44				58							
23-24	52	53		64					68	68	
24-32								≈79			
31-52	44		≈49								
43-44	27										
42-45	44										
43-54	60	52									
44-45	26				25						
45-52		82			≈87						
45-53	51	55									
53-54	30	33									
máxima medida aproximadamente longitudinal en el hueso (31-44)											
	99										
máxima medida aproximadamente transversal en el hueso (hacia 20-24)											
	71										
proximal-distal											
	96										
dorso-palmar proximal											
	48		51	58							



	<i>Scelidothorium</i>						<i>Scelidodon</i>			
piezas	528	755	477	758	<i>bravardi</i>	<i>carlesi</i>	<i>capellinii</i>		<i>tarijensis</i>	
	d	d	i	i	d	d	i	d	i	d
puntos										
<u>dorso-palmar en centro</u>										
										$\approx 34$
<u>diáfisis, dorso-palmar, mínimo</u>										
										27
<u>diáfisis, transversal, mínimo</u>										
										46
<u>dorso-palmar distal</u>										
	54	51	57	63						
<u>transversal distal</u>										
	46	47	51,5		57		47	47		

#### CUARTO METACARPIANO - DESCRIPCION BASICA

Es un típico hueso metacarpiano, con dos extremidades y diáfisis de proporciones que se pueden considerar normales en los Mamíferos. Tiene la misma longitud que el metacarpiano V, pero es mucho más robusto. Cabe destacar que mientras las dos extremidades están algo aplastadas en sentido mesial-lateral, la diáfisis lo está en sentido dorsal-palmar.

Articula con el ganchudo por su cara proximal; con los metacarpianos III y V por sus caras laterales; y con la primera falange por su cara distal. Articula también con dos sesamoideos en el extremo distal de la cara palmar.

Se describen las dos extremidades y la diáfisis.

EXTREMIDAD PROXIMAL.- Es de forma irregular por la inclinación de las facetas articulares y por la presencia de varias crestas, que llegan hasta casi la mitad del hueso en la cara mesial.

La cara proximal es la faceta para el ganchudo. Es alargada en sentido dorsal-palmar, generalmente plana o algo cóncava, y algo inclinada en sentido mesial.

El borde dorsal es convexo. El borde palmar, también convexo, suele formar un ángulo agudo. El borde mesial es la arista de separación

con la faceta para el metacarpiano III, aproximadamente recta. El borde externo es de forma variable; puede ser recto o algo cóncavo.

En la cara dorsal hay que señalar una cresta en forma de arco continuo, como un reborde de las facetas proximal y laterales, que determina una concavidad en la cara. Esta concavidad se inclina hacia el vértice proximal-externo.

Puede existir un pequeño tubérculo hacia el centro de esta cara dorsal.

La cara palmar es convexa y rugosa. El hueso forma en esa zona un tubérculo alargado, cuyo borde es una cresta saliente en la cara, oblicua en sentido proximal-lateral. La cara forma así una concavidad, inclinada en ese sentido, con sus límites en posición más proximal que los vértices de las facetas laterales.

Hay que señalar que en *Scelidodon* el hueso presenta un acusado tubérculo redondeado que hace saliente desde el ángulo proximal-lateral, y se extiende en esa dirección.

La cara mesial tiene forma triangular. Toda la zona proximal-dorsal es la faceta para el metacarpiano III, que alcanza la cara dorsal, con borde bien definido, en arco cóncavo. El tercio distal de este borde se aparta del borde de la cara, bien determinado por una cresta que se prolonga oblicuamente hasta la parte palmar. Como resultado de esta disposición, queda un estrecho canal entre la faceta y el borde de la cara.

El borde palmar de la faceta suele presentar una inflexión cóncava hacia su mitad. Entre la faceta y el borde palmar de la cara queda una superficie alargada que forma un canal entre el borde articular y el tubérculo que se ha señalado en la cara palmar. La cara mesial termina así en un vértice situado hacia la parte palmar del hueso, casi a la mitad de la longitud total de éste.

La cara externa tiene una forma muy semejante a la de la cara mesial. La faceta para el metacarpiano V es cóncava, de forma triangular, con vértice distal. Está situada en la parte proximal-dorsal, pero no alcanza el borde proximal. Por lo tanto, queda una banda de superficie no articular entre la faceta para el metacarpiano V y la faceta para el ganchudo.

También la cara externa, como la mesial, tiene forma triangular; pero es cóncava, puesto que sus bordes dorsal y palmar se prolongan en

dos crestas que se unen hacia la mitad del hueso, o en situación aún más distal.

DIÁFISIS.- Aunque corta, es una diáfisis típica de metacarpiano. En ella el hueso está algo aplastado en sentido dorsal-palmar.

Se distinguen bien los bordes externos dorsal y palmar, pero no los bordes mesiales, ya que la cara mesial es redondeada, convexa, continuándose con las caras dorsal y palmar.

La cara dorsal es la más extensa. Es cóncava en sentido longitudinal, y convexa en sentido transversal. La cara palmar tiene una forma semejante, pero es menos extensa.

La cara externa es la más irregular. Las dos crestas de los bordes dorsal y palmar de la extremidad proximal se unen en un vértice convexo, saliente en la cara en la mitad distal del hueso.

En la parte distal del borde dorsal existe una fuerte cresta, que puede estar aplastada en forma de tubérculo alargado. El borde palmar está bien marcado, anguloso, en su mitad distal. Al final de la cara, en la extremidad distal, existe una cresta transversal.

Entre estos límites, la cara es cóncava, y presenta numerosos orificios en su zona distal.

EXTREMIDAD DISTAL.- Es un ensanchamiento irregular del hueso, resaltado por una cresta transversal en todo su contorno. De sección trapezoidal, es alargada en sentido dorsal-palmar, y más estrecha en su parte palmar.

La cara dorsal presenta una débil cresta, a partir de la cual, en sentido distal, la superficie del hueso presenta numerosos orificios. La superficie dorsal de la cuña articular es más lisa.

La cara palmar presenta dos carillas típicas para dos sesamoideos. Las carillas son alargadas en sentido proximal-distal, convexa la externa y cóncava la mesial. Puede suceder que los sesamoideos estén fusionados con el metacarpiano.

La cara mesial es una banda estrecha entre la cresta transversal y la faceta articular, con orificios. Sus límites son muy marcados hacia la cara palmar, por estar bien definidos los bordes de las carillas articulares

para la falange y sesamoideo. Hacia la cara dorsal, los límites son imprecisos.

La cara externa es mucho más extensa que la mesial. El hueso forma un amplio tubérculo cuya superficie, bastante lisa, es la cara externa. Esta superficie serviría de apoyo al metacarpiano V, sin constituir propiamente una carilla articular.

La cara distal está ocupada, en su mayor parte, por la superficie articular para la primera falange. Esta superficie presenta la disposición propia de los metacarpianos, con zona central y facetas laterales; pero es bastante diferente de su forma típica, sobre todo en la parte palmar.

La zona central es más saliente en la mitad dorsal que en la palmar, con una marcada inflexión hacia la mitad palmar. No tiene forma de cuña, ya que el diedro articular queda reducido a una única superficie, más convexa en la parte dorsal que en la palmar.

La faceta lateral mesial puede ser articular casi en su totalidad, en forma de carilla alargada un poco alabeada, con una zona cóncava hacia la mitad palmar; pero la parte articular puede también reducirse a la mitad palmar de la superficie. Su separación con la zona central puede estar representada sólo por la inflexión de la superficie articular; y también puede existir una separación neta entre ambas superficies articulares, con un surco no articular entre ellas.

La faceta lateral externa no es articular. Es la superficie distal del tubérculo lateral que se ha señalado. Tiene forma variable, atípica. Es más extensa en la parte dorsal que en la palmar, dada la forma de la extremidad distal en general, que es más estrecha en su parte palmar.

METACARPIANO IV - MEDIDAS

Valores en milímetros, en las piezas indicadas al comienzo de cada columna, entre los puntos señalados al comienzo de cada fila.

piezas	<i>Scelidothorium</i>						<i>Scelidodon</i>			
	755	477	758	bravard	carlesi		capellinii	tarijensis		
	d	i	i	d	d	i	d	i	d	i
puntos										
<u>dorso-palmar proximal</u>										
	38	42.5		46					53	
53										
19-34	92		116			103				
19-35		95					105		114	119
<u>proximal-distal, máximo</u>										
			120						148	
20-23							≈46			
20-34	87	108				100	≈112		121	130
23-33							76		80	80
<u>cara dorsal, anchura en 23</u>										
				44						
<u>cara dorsal, proximal-distal, máximo</u>										
				110						
<u>cara palmar, proximal-distal, máximo</u>										
		98								
<u>cara palmar, transversal proximal, máximo</u>										
	32						42			
<u>diáfisis, dorso-palmar, mínimo</u>										
				22						
<u>diáfisis, transversal, mínimo</u>										
		29				26				
<u>dorso-palmar distal</u>										
	44	50	51			41			58	58
<u>transversal distal</u>										
	33	35.5	43			37			43	43

## **QUINTO METACARPIANO - DESCRIPCION BASICA**

Por su forma es un típico metacarpiano, y por sus proporciones es el que presenta mejor diferenciadas las dos extremidades y la diáfisis. Es de la misma longitud que el metacarpiano IV.

Su principal singularidad viene dada por el hecho de no articular con el carpo en su extremidad proximal, sino sólo con el metacarpiano IV. Articula, además, con la primera falange. Los dos sesamoideos propios del metacarpiano existen, pero no diferenciados, sino que están fusionados con el hueso.

Hay que señalar, además, que la extremidad distal se encuentra girada casi  $45^\circ$  respecto a la proximal. Comparando la posición de ambas extremidades del hueso con las correspondientes de los otros metacarpianos, se advierte que el plano principal del hueso se separa dorsalmente del plano principal de la mano en la extremidad proximal, mientras que se acerca a él en la extremidad distal, sumándose ambos giros. Con ello, el metacarpiano ha experimentado una torsión. Esto mismo ocurre en el metacarpiano IV, pero con menor giro.

Se describen las dos extremidades y la diáfisis.

**EXTREMIDAD PROXIMAL.**- Es un claro ensanchamiento del hueso, que va disminuyendo hacia el extremo proximal. Viene a tener, por tanto, forma de pirámide con el vértice redondeado.

La cara proximal no está bien diferenciada; viene a ser el vértice redondeado donde convergen las otras caras. Su punto más proximal se sitúa en la zona dorsal-mesial, hacia donde se inclina el conjunto de la extremidad proximal.

La cara dorsal es cóncava, con bastantes orificios. Sobre ella hacen saliente los bordes de ambas caras laterales. Se estrecha proximalmente, y termina en un vértice redondeado que es también saliente sobre la cara. Se continúa con la diáfisis sin más cambios que la desaparición gradual de los orificios.

La cara palmar es una superficie rugosa que se va estrechando e inclinando en sentido dorsal, como la extremidad en general. Presenta un tubérculo, del cual parte una cresta en dirección distal, algo oblicua en dirección mesial.

Existe otra cresta paralela en posición lateral que no alcanza el tubérculo, del cual queda separada por un surco. Esta segunda cresta alcanza la mitad del hueso.

La cara mesial presenta la faceta articular para el metacarpiano IV. Es de forma aproximadamente triangular, de lados y vértices redondeados, convexos. Es algo alabeada, cóncava en sentido transversal, y convexa en sentido longitudinal. Ocupa la zona proximal-dorsal del hueso, pero está separada de la cara dorsal por una cresta redondeada que se ensancha en forma de tubérculo en el vértice. La superficie articular se extiende hasta la cara palmar en su vértice proximal.

A continuación de la faceta articular existe otra superficie, de menor extensión, que está bien delimitada por dos crestas que convergen distalmente, desde el borde dorsal de la faceta y desde el tubérculo de la cara palmar. Entre ellas queda una superficie rugosa, aproximadamente triangular, alargada, más estrecha en sentido proximal.

La cara externa está ocupada por un amplio tubérculo, que presenta una superficie bastante lisa y casi plana, de forma elipsoidal, alargada en sentido proximal-distal.

DIÁFISIS. - Es una diáfisis típica de hueso largo, que abarca el tercio central del hueso. Presenta una superficie más lisa que las diáfisis de los demás metacarpianos.

La cara dorsal es algo convexa en sentido transversal; y casi recta en sentido longitudinal, aunque las elevaciones de ambas extremidades, en las que se continúa esta cara, acentúan su ligera concavidad. Toda la cara resulta alabeada como resultado de la torsión de la extremidad distal.

El borde externo está bien marcado por una cresta que une los dos tubérculos, que existen en ambas extremidades. El borde mesial no está diferenciado, ya que la cara dorsal se continúa con la mesial en forma de arista redondeada.

La cara palmar se estrecha en la extremidad proximal y se ensancha en la distal, sin que esté diferenciada la parte correspondiente a la diáfisis. Se marca bastante bien su borde mesial, incluso como una cresta.

La cara mesial es la más estrecha de la diáfisis, la más convexa en sentido transversal, y la más cóncava en sentido longitudinal.

La cara externa está bien diferenciada en su mitad proximal, limitada por sendas crestas con las caras dorsal y palmar. En su mitad distal no existe límite diferenciado con la cara palmar.

**EXTREMIDAD DISTAL.**- Es un marcado ensanchamiento del hueso en todo su perímetro, con varios tubérculos. Es mayor la dimensión dorsal-palmar que la transversal, y mayor la parte palmar que la dorsal.

Ya que la extremidad distal resulta girada unos 45° respecto a la proximal, puede haber confusión al apreciar la correspondencia de los elementos estructurales de la extremidad con los del resto del hueso. Para evitar esta confusión, se utiliza como referencia, en la orientación de la extremidad, la cara articular para la primera falange, en la que se advierte bien la posición del plano dorsal-palmar por la existencia de la cuña articular, aunque ésta se encuentre muy modificada.

La cara dorsal está ocupada por un amplio tubérculo. Tiene una superficie lisa, con un reborde, en la parte mesial; y una superficie rugosa, con orificios, en la parte que es prolongación de la cara dorsal de la diáfisis.

La cara palmar está ocupada por tubérculos de forma variable. Hay uno muy marcado, el mayor, en la zona distal-externa. Hay otros en la zona mesial. Entre éstos y el distal-externo queda una depresión, variable en su forma y resalte.

La cara mesial presenta un fuerte reborde en la parte terminal, en forma de tubérculo transversal, más grueso en la mitad palmar. A lo largo de la base del tubérculo, la cara, que es continuación de la diáfisis, presenta orificios relativamente grandes.

La cara externa presenta una superficie rugosa, con orificios. Es cóncava, dada su situación entre los tubérculos dorsal y palmar.

La cara distal está ocupada en su mayor parte por la superficie articular para la primera falange. Aunque la articulación está muy modificada, se reconocen en ella los elementos característicos de esta articulación en los metacarpianos.



La zona articular central no tiene forma de cuña. Su superficie es plana en sentido transversal, sin el diedro típico; es alargada, aunque menos que en el metacarpiano IV, en valores absoluto y relativo.

En su borde dorsal presenta la estructura característica, con borde convexo para la zona central, y escotadura entrante como separación con la faceta articular mesial; la escotadura externa apenas se inicia. En la parte palmar sólo hay esbozos de estas estructuras. Ambas zonas, dorsal y palmar, son salientes en sentido distal, ya que la superficie articular es cóncava en su parte media.

La faceta articular mesial es continuación de la superficie central. La separación sólo se marca en la parte dorsal, a veces muy poco, por una línea rugosa como continuación de la escotadura. Esta faceta mesial tiene un borde convexo bastante uniforme, bien señalado.

La zona correspondiente a la faceta lateral externa no es una superficie articular. Queda reducida a una banda, a veces poco definida, a lo largo del borde de la zona articular central.

#### ----- METACARPIANO V - MEDIDAS

Valores en milímetros, en las piezas indicadas al comienzo de cada columna, entre los puntos señalados al comienzo de cada fila.

piezas	<i>Scelidothorium</i>				<i>Scelidodon</i>			
	755	477	758	<i>bravardi</i>	<i>carlesi</i>	<i>capellinii</i>	<i>tarijensis</i>	
	d	i	i	d	d	i	d	i
puntos								
<u>proximal-distal, máximo</u>			119		108			137
<u>dorso-palmar proximal, máximo</u>			33					33
<u>transversal proximal, máximo</u>			32					47
<u>dorso-palmar medio, mínimo</u>			15					
<u>transversal medio, mínimo</u>			21					
<u>dorso-palmar distal, máximo</u>			37		34	37		47
<u>transversal distal, máximo</u>			28		25	27		

DEDOSÍNDICE

## FOTOGRAFÍAS, en norma:

dedo II, falange 1ª, seis caras. Lám. XIX	533
falange 2ª, seis caras. Lám. XX	535
falange ungueal, caras dorsal, palmar y laterales. Lám. XXI	537
dedo III, falange 1ª, seis caras. Lám. XIX	533
falange 2ª, seis caras. Lám. XX	535
falange ungueal, caras dorsal, palmar y laterales. Lám. XXI	537

FIGURAS: dedo II, falange ungueal, normas dorsal y palmar 11

## DESCRIPCIÓN BÁSICA Y MEDIDAS

DEDO I: DESCRIPCIÓN BÁSICA	239
FALANGE 1ª	239
Caras	239
FALANGE 2ª	240
MEDIDAS	241
DEDO II: DESCRIPCIÓN BÁSICA	242
FALANGE 1ª	242
Cara proximal	242
Surco articular	242
Facetas laterales	243
Cara lateral externa	243
Cara mesial, dorsal y palmar	244
Cara distal	244
Facetas laterales	244
Surco medio	245
FALANGE 2ª	245
Caras proximal y dorsal	246
Caras palmar y laterales	247
Cara distal	248
FALANGE UNGUEAL	248
PARTE BASAL	248
Lámina ósea	249
Caras proximal y palmar	249
Caras laterales y dorsal	250

PARTE DISTAL	250
Bordes lateral, mesial y palmar	251
Cara dorsal	251
Caras palmares mesial y lateral	252
MEDIDAS	253
DEDO III: DESCRIPCIÓN BÁSICA	255
FALANGE 1ª	255
Cara proximal	255
Caras palmar y distal	256
Otras caras	257
FALANGE 2ª	257
Caras	257
FALANGE UNGUEAL	258
Parte basal	258
Parte distal	259
MEDIDAS	259
DEDOS IV y V	262
DEDO IV: DESCRIPCIÓN BÁSICA	262
FALANGE 1ª	262
FALANGE 2ª	263
FALANGE 3ª	263
MEDIDAS	264
DEDO V: DESCRIPCIÓN BÁSICA	265
FALANGES	265
MEDIDAS	265

## DEDO PRIMERO - DESCRIPCION BASICA

### FALANGE PRIMERA

Este hueso tiene la forma típica de la falange 2ª de los dedos II y III, con una parte proximal amplia y una parte distal menor, que forma una cabeza articular para la falange ungueal; pero su tamaño es mucho menor. Además, la polea articular no es tan completa como en el dedo II, ya que se extiende menos por la parte dorsal.

Por esta semejanza en forma y estructura, se hace la descripción tomando como referencia la descripción de la falange 2ª del dedo II. Allí se interpretan las estructuras y se justifica el criterio empleado.

Cara proximal.- Es totalmente articular. Sus bordes laterales y palmar son semejantes a los del dedo II, mientras que el borde dorsal presenta una escotadura entrante.

Toda la cara es uniformemente cóncava, sin presentar el saliente medio típico del dedo II. Correlativamente, tampoco el metacarpiano I presenta el canal medio de la 1ª falange del dedo II, y su superficie articular distal es uniformemente convexa. Es un claro ejemplo de simplificación de la articulación en este dedo reducido.

Cara dorsal.- Esta cara resulta algo más alargada que en el dedo II. Además, es algo más estrecha en su parte proximal que en su parte distal. Su relieve es mucho menos acusado; especialmente, apenas se señala la fosa central, lo cual es correlativo con la reducción de la parte dorsal de la polea articular.

Cara palmar.- Es también semejante a la del dedo II. La principal diferencia consiste en que la fosa media se encuentra desplazada hacia el lado interno, y es menos extensa, pero más profunda.

Caras laterales.- Son bastante semejantes a las del dedo II. Cabe señalar la presencia de los característicos pilares laterales.

Cara distal.- Es la polea articular para la falange ungueal, que es menos extensa que en el dedo II, como se ha indicado. También en esta estructura, la más característica de la falange, es patente el proceso regresivo.

Se pueden señalar algunos de sus rasgos. En primer lugar, el disco mesial es más saliente que el disco lateral, y algo mayor.

En su parte palmar, la cara presenta un borde muy neto con la cara mesial, con la que forma un ángulo de unos 60°.

Finalmente, parece como si la mitad distal hubiese rotado algo respecto a la mitad proximal sobre el eje del hueso, de modo que el plano principal del hueso se inclina en la mitad distal, aproximándose al plano mesial del autopodio en la parte palmar, y alejándose en la parte dorsal.

---

Como se ha indicado anteriormente, esta descripción corresponde al dedo de *Scelidodon*; en *Scelidothorium*, esta falange es casi atrófica. Conserva la forma característica del hueso, con una parte basal y otra parte terminal, pero es mucho menor que en *Scelidodon*, y no presenta sus estructuras típicas.

---

### FALANGE 2ª

Esta falange es normal en *Scelidodon*, con uña, semejante a la falange 3ª de los dedos II y III. No lleva uña en *Scelidothorium*.

Su proceso regresivo es patente, y totalmente similar al de la falange 1ª: reducción de tamaño y menor resalte de las estructuras. Es la misma tendencia del acropodio de los dedos IV y V: pero en éstos, como se ha indicado anteriormente, la regresión es más intensa en las piezas terminales, mientras que en el dedo I de *Scelidodon* afecta de modo semejante a las dos falanges y a la parte distal del metacarpiano.

Sobre la descripción de este hueso, resulta suficiente decir que presenta todas las estructuras típicas de los esclidoteros, que se describirán en el dedo II: parte basal prolongada en un manguito óseo, y punzón terminal que soportó la garra, con forma, sección y aristas típicas; todo ello con menos resalte que en los dedos II y III.

Un rasgo es importante en esta reducción: el saliente proximal dorsal de la parte basal es menos pronunciado que en el dedo II, como es menos profunda la fosa dorsal de la falange 1ª y menos completa la polea articular terminal. Todo ello indica que la amplitud del movimiento era menor que en los dedos II y III. Por lo tanto, el proceso regresivo del dedo I no sólo afectaba a su tamaño, sino también a su función.

---

En las formas de *Scelidothorium*, probablemente, no existía esta falange. No ha sido descrita ninguna pieza como tal. Quizás existiese en

algún caso un nódulo óseo como último resto atrófico de la falange, sin la función propia de este hueso.

En el dedo I de *Scelidothorium*, a diferencia del de *Scelidodon*, sí se presenta claramente la misma tendencia regresiva que en las falanges de los dedos IV y V, y con similar grado de reducción progresiva en la falange 2ª - falange 1ª - parte distal del metacarpiano.

### DEDO I - MEDIDAS

Valores en milímetros, en las piezas indicadas al comienzo de cada columna, entre los puntos señalados al comienzo de cada fila.

piezas	<i>Scelidothorium</i>				<i>Scelidodon</i>			
	755	477	758	<i>bravardi carlesi</i>	<i>capellinii</i>	<i>tarijensis</i>		
	d	i	i	d	d	i	d	i
puntos								
<u>FALANGE 1ª</u>								
<u>proximal-distal, máximo</u>					24		48	
<u>dorso-palmar, máximo</u>					23.5			
<u>transversal máximo, proximal</u>					14.5		30	
<u>transversal máximo, distal</u>							31	
<u>transversal mínimo</u>					12			
<u>FALANGE 2ª</u>								
<u>proximal-distal, máximo</u>							107	
<u>transversal, máximo (en parte basal-proximal)</u>							32	

## **DEDO SEGUNDO - DESCRIPCION BASICA**

### **FALANGE PRIMERA**

La falange 1ª es un hueso muy corto en este dedo y en el dedo III, y corto también en los dedos IV y V, en todos los cuales presenta la forma típica de los escelidoterios. Anatómicamente es un reducido segmento intercalado entre el metacarpiano y la falange 2ª, y sus estructuras se pueden interpretar como un complemento de las de esos dos huesos.

En el dedo II es un hueso bastante simétrico respecto al plano principal, con algunas disimetrías poco acusadas en este dedo, pero que resultan significativas precisamente porque se acrecientan en el dedo III.

Presenta dos profundos surcos según el plano principal del hueso, en las caras proximal y distal, que se corresponden con los salientes medios, en forma de cuñas articulares, del metacarpiano y de la falange 2ª. Estos surcos, opuestos, dividen claramente al hueso en dos mitades laterales, con una zona media de mucho menor espesor. La debilidad de esta estructura queda aminorada por ser el hueso curvo en su conjunto, con la cara proximal cóncava, y la distal convexa.

Esta falange articula también con dos sesamoideos en su cara palmar.

En este corto segmento, sólo las consideraciones morfológicas pueden identificar los elementos de un hueso largo. Por lo tanto, se hará la descripción sobre las seis caras del hueso.

**CARA PROXIMAL.**- Es totalmente articular, algo alargada en sentido dorsal-palmar, más ancha en su mitad palmar.

Tiene forma cuadrangular, con lados menores algo curvos: el borde dorsal es convexo, los bordes laterales son casi rectos, y el borde palmar es cóncavo, según el eje del hueso.

En la cara se diferencian un profundo surco y dos facetas laterales, todos alargados en sentido dorsal-palmar.

El surco articular, bastante regular, es más abierto en su parte dorsal que en su parte palmar.

Tiene un borde dorsal muy definido, en arco, cuya mitad externa es algo más larga que la interna. La rama externa termina en un vértice triédrico muy señalado, saliente en sentido proximal, donde convergen la faceta lateral, la cara externa del surco y la cara lateral-externa del hueso. En la parte mesial también se forma este vértice, aunque menos acusado.

El borde palmar del surco forma también dos vértices triédricos, en los que convergen las caras del surco, las facetas laterales y las carillas articulares de los sesamoideos, a ambos lados del surco.

Hay que señalar que el surco presenta una irregularidad hacia su parte media, en forma de una ligera alteración de la superficie articular, que se hace menos neta, acompañada de una pequeña elevación o depresión en el fondo del surco.

En la faceta lateral externa se distinguen dos carillas, dorsal y palmar, aproximadamente de la misma longitud. Están señaladas por una inflexión del borde lateral, que dibuja dos arcos cóncavos. La carilla dorsal termina en vértice agudo, y la palmar en un borde recto, que es la arista de separación con la carilla del sesamoideo. Puede resultar a veces algo más profunda la concavidad de la carilla palmar que la de la dorsal.

La faceta mesial presenta una estructura semejante a la lateral, pero con claras diferencias: las carillas dorsal y palmar están más diversificadas, a veces separadas. La dorsal es más estrecha, menos marcada hacia el vértice dorsal, y bien definida en su base por un borde diédrico o un reborde de separación con la carilla palmar, que es más profunda. La carilla palmar es también más ancha, y su orientación es algo distinta, ya que se inclina en sentido distal-mesial hacia la mitad del hueso, en su límite con la carilla dorsal.

CARA LATERAL EXTERNA.- Está delimitada por los bordes de las superficies articulares proximal y distal, que forman dos arcos cóncavos en sentido proximal, aproximadamente paralelos. Sus bordes dorsal y palmar no están definidos; se puede considerar que la cara se extiende hasta las líneas que unen los extremos de los bordes articulares. La superficie de la cara es rugosa.

La cara presenta una ligera depresión en su parte media, hacia el borde proximal, donde este borde forma la escotadura entre las carillas articulares de la faceta lateral.



Parece como si toda la cara fuera un tubérculo alargado situado sobre el plano curvo que une los dos bordes. Este tubérculo es más alto en la parte palmar y en toda la parte distal, haciendo saliente paralelo al borde articular, y formando como un canal a lo largo de ese borde.

CARA MESIAL.- Es semejante a la externa, pero más elevada. Especialmente se acusa más la elevación de la parte palmar. Toda la mitad mesial del hueso resulta algo más voluminosa que la mitad externa.

También se encuentra más marcado el canal a lo largo del borde distal, en relación con la mayor elevación de la cara.

CARA DORSAL.- Es una banda doblemente convexa, bastante lisa, que se ensancha hacia los lados. Se inclina en sentido distal, acercándose al eje del hueso.

CARA PALMAR.- Presenta la misma disposición que la cara dorsal, pero la parte media es muy estrecha, como un borde, y las partes laterales son más ensanchadas.

Las dos mitades laterales del hueso se prolongan en sentido proximal siguiendo la concavidad general, especialmente la mitad mesial. Estas dos prolongaciones se truncan por las carillas para los sesamoideos, que resultan irregularmente cuadrangulares. Por esta prolongación, y aunque las carillas son morfológicamente palmares, están más bien orientadas en sentido proximal, es decir, su plano forma ángulo de más de 45° con el plano frontal del hueso.

La carilla externa suele ser muy definida, articular, característica de un sesamoideo. La carilla mesial es generalmente algo rugosa, pero puede presentar una faceta más lisa, articular.

CARA DISTAL.- Es casi totalmente articular, en una primera observación, pero matizaremos enseguida este concepto. Tiene forma aproximadamente rectangular, alargada en sentido dorsal-palmar. Es notablemente simétrica según el plano principal. Se distinguen en ella un surco medio y dos facetas laterales, alargados en sentido dorsal-palmar.

Las facetas laterales son convexas en sentido distal, y convexas también en sentido transversal. Se van inclinando hacia el plano medio del hueso desde la parte media hacia los extremos dorsal y palmar, hasta alcanzar unos 45° de inclinación.

El surco medio, que separa ambas facetas, es amplio y profundo, y termina en dos fosetas por ambos extremos. Parece también articular, pero su superficie es distinta de la de las facetas, con finas estrías transversales y pequeños orificios. Incluso suele existir un fino borde como separación de las facetas laterales con el surco, especialmente hacia los extremos dorsal y palmar.

Estos caracteres no son propios de una superficie articular. Además, como se ha indicado, la interpretación de las estructuras de esta falange se ha de hacer teniendo presentes las estructuras complementarias del metacarpiano y, en este caso, de la falange 2ª. Como se señalará en la descripción de la falange 2ª, su saliente central no es articular. Queda así confirmada la naturaleza no articular de la superficie del surco medio de la falange 1ª. La interpretación completa de esta estructura se hará en el estudio de la anatomía funcional de la mano.

El surco medio termina en dos fosetas. La palmar es más pequeña y más profunda; separa las facetas articulares en la zona de máxima aproximación de éstas. A continuación de la foseta, la cara se extiende hasta el borde palmar, formando una superficie ligeramente convexa, bastante extensa, que alcanza lateralmente el nivel de los bordes laterales de las facetas articulares.

La foseta dorsal es más amplia y menos profunda, y la superficie que la continúa es menos extensa.

---

### FALANGE SEGUNDA

Este hueso presenta una estructura muy característica, con una parte proximal amplia y una parte distal en forma de cabeza articular para la falange ungueal.

La parte proximal, en conjunto, viene a resultar semejante a la primera falange en su forma y dimensiones. Es como una primera falange que soporta a la cabeza articular. Se le puede llamar propiamente parte basal.

La parte distal, menor que la proximal, es una polea articular muy regular, con dos discos laterales y una profunda garganta, de tres cuartos de círculo de amplitud. El disco mesial se extiende algo más en sentido distal que el lateral. La debilidad que se podría producir en la

zona de conexión con su base de una polea tan extensa queda corregida con dos refuerzos laterales en esa zona.

Se corresponden estas estructuras con los elementos morfológicos típicos de los huesos largos, es decir, las dos extremidades y la diáfisis. Las extremidades son fácilmente reconocibles. En cuanto a la diáfisis, queda reducida a la zona de conexión entre ambas extremidades y, en particular, a los refuerzos laterales indicados, que se inician en la parte basal y se extienden hasta la cabeza articular.

Aunque esta falange es morfológicamente un hueso largo, anatómicamente es un hueso corto, por lo cual se hará su descripción sobre las seis caras del hueso.

**CARA PROXIMAL.-** Es una amplia concavidad de forma aproximadamente rectangular, con un saliente proximal según toda la extensión del plano principal del hueso. Este saliente separa dos concavidades laterales, alargadas en el mismo sentido: son las dos facetas articulares para la falange 1ª.

Las facetas articulares tienen forma arriñonada, y están enfrentadas por su parte cóncava. Están bien delimitadas en toda su zona convexa, presentando frecuentemente un borde muy marcado que hace resalte. En su parte cóncava, hacia el plano sagital del hueso, el borde no está tan señalado.

Entre ambas superficies cóncavas el hueso presenta un saliente medio, de superficie no articular. Es alargado en sentido dorsal-palmar, cóncavo en el mismo sentido, y convexo en sentido transversal. Es más ancho en su parte media, como corresponde a la mayor separación entre las dos facetas laterales.

En la parte central de este saliente la superficie es bastante lisa. Hacia los extremos dorsal y palmar, la superficie se extiende entre las facetas articulares y el borde del hueso, y se hace más rugosa, con orificios.

**CARA DORSAL.-** En esta norma, el hueso resulta bastante simétrico según el plano principal.

La mitad proximal de la cara presenta una superficie ligeramente convexa, bastante lisa, con pequeños orificios. En la parte central de la cara existe una profunda fosa. La característica polea para la falange ungueal ocupa algo más del tercio distal del hueso.

El borde proximal presenta un segmento central cóncavo que corresponde a la zona entre las facetas articulares de la cara proximal. A continuación, por ambos lados, sigue el reborde de las facetas articulares en su arco dorsal.

No existe un límite definido entre la cara dorsal y las caras laterales en la mitad proximal del hueso, pero los bordes laterales se marcan bien en la polea terminal, y también a ambos lados de la fosa central, como una arista redondeada que va desapareciendo hacia la zona proximal.

Ninguna estructura anatómica define el borde distal en la polea articular; puede utilizarse el criterio geométrico, según los planos de orientación del hueso.

CARA PALMAR.- Es bastante semejante a la cara dorsal. La fosa central es más amplia y profunda, con lo que la parte proximal de la cara resulta menos convexa y más inclinada respecto al plano dorsal-palmar.

La superficie articular de la polea ocupa totalmente la parte distal de la cara. Su borde es muy neto, resaltando como fina cresta en la zona proximal-lateral, en ambos lados de la polea.

CARAS LATERALES.- Ambas caras, mesial y externa, son extraordinariamente semejantes. En ellas la superficie es algo más rugosa que en la cara dorsal, con pequeños orificios.

Hacen resalte en ellas el refuerzo lateral que se ha señalado, en forma de cresta arqueada desde la parte basal hasta la mitad dorsal de la polea, completando aproximadamente el círculo marcado por los bordes de la polea. Son dos pilares laterales que hacen más resistente la conexión de la polea con la parte basal.

La cara resulta así dividida en dos partes: una circular, distal, que es cóncava; y una parte proximal convexa que se alarga en sentido dorsal y palmar, siguiendo el borde de las facetas articulares proximales. En el centro de esta parte puede formarse una foseta por el resalte de la cresta lateral, especialmente en la cara externa. Hay que señalar que la cresta lateral es ligeramente más saliente en la cara externa, y ésta es la única diferencia señalable entre ambas caras.

Las superficies articulares de la polea desbordan sobre las caras laterales en su parte distal y palmar, y terminan en un borde muy marcado que resalta sobre la cara.

**CARA DISTAL.-** Es la superficie articular, redondeada, de ambos discos laterales de la polea. Incluso la garganta de la polea es articular, aunque su mitad palmar no es tan lisa, y presenta algunos orificios.

### **FALANGE UNGUEAL**

Esta falange es el hueso más llamativo de la mano de los escelidoterios. Presenta un desarrollo semejante en los dedos II y III; es incluso algo mayor en el dedo II, a pesar de que los huesos que la soportan, metacarpiano y falanges, son menores que los del dedo III.

Se distinguen en este hueso dos partes, como es habitual en las falanges ungueales de este tipo en los Mamíferos: una parte basal, con las estructuras que posibilitan el movimiento; y un proceso óseo distal, que es recubierto por la garra.

**PARTE BASAL.-** Esta parte del hueso es más ancha y más larga que la falange 2ª. Presenta una cara articular proximal, cóncava en su conjunto, inclinada unos 45° en sentido palmar; una cara palmar, en su mayor parte bien definida, muy rugosa; y unas caras laterales y dorsal que son una única superficie convexa, sin accidentes notables.

La longitud total de la parte basal viene a ser algo más de la mitad de la falange, aunque la parte dorsal es más extensa que la parte palmar, por la inclinación de la cara proximal; la longitud palmar es de unos dos tercios de la dorsal.

La constitución de esta parte basal es la típica de las falanges ungueales que soportan una garra bien desarrollada: se distingue el cuerpo óseo, que se continúa con la prolongación que recibe la garra; y una lámina ósea, en forma de manguito, que recubre la base de este proceso óseo, quedando una cierta separación entre ambos.

Se describen en la parte basal la lámina ósea y las caras.

**Lámina ósea -**  
y

En los escelidoterios, esta lámina es delgada  
d e h u e s o

poco compacto, por lo que suele estar más o menos incompleta en los restos conservados.

La lámina forma un manguito de sección aproximadamente elipsoidal, que recubre al soporte de la garra hasta un cierto nivel, que viene a ser el mismo en todo su contorno; pero su origen no se produce al mismo nivel. En efecto, la línea de origen sigue aproximadamente el contorno de los bordes distal y laterales del área palmar que se describirá en esta cara, y los bordes laterales y dorsal de la cara proximal. Esto se advierte perfectamente en los ejemplares rodados, en los que se ha perdido el manguito de hueso esponjoso, y queda sólo el hueso compacto del cuerpo óseo y del origen del manguito, como una cresta sobre el cuerpo óseo. Por lo tanto, la lámina es mucho más extensa en la parte dorsal que en la palmar, en la que sólo es una banda distal.

Cara proximal.- Es casi totalmente articular. Está constituida por dos profundas cavidades articulares paralelas, alargadas en sentido dorsal-palmar, que reciben los dos discos de la polea articular de la falange 2ª. Entre estas dos cavidades hay un saliente medio, en parte también articular. En los extremos dorsal y palmar de este saliente se forman dos pequeñas superficies triangulares no articulares.

Las cavidades articulares presentan un contorno perfectamente definido, y son muy regulares. Su contorno es elipsoidal, pero de lados cóncavos en sentido proximal-palmar. Las líneas de fondo de las cavidades describen un ángulo de unos 90°, con su extremo dorsal tangente a la dirección del eje del hueso, y su extremo palmar perpendicular a ella; por lo tanto, en su conjunto, las cavidades articulares están inclinadas unos 45° respecto al eje del hueso, y están orientadas en sentido proximal-palmar.

La cavidad lateral es algo más ancha que la mesial; y no es tan completa, porque la parte proximal externa no llega a formar del todo la elipse que se ha indicado, aunque se extiende hasta el borde del hueso.

Cara palmar.- Casi toda está ocupada por un área de forma aproximadamente elipsoidal, cuya superficie presenta caracteres muy distintos a los del resto de la parte basal. En su conjunto se puede considerar un área plana, aunque la elevación de los bordes, sobre todo del borde proximal, y la presencia de dos profundas fosetas, la hacen parecer cóncava.

El área es alargada en sentido proximal-distal, con bordes laterales casi rectos. Está dividida en dos partes distintas, proximal y distal, aproximadamente iguales, ambas más anchas que largas.

La parte proximal presenta una zona central con numerosos orificios muy pequeños, y otros mayores, unos 4 ó 5, formando arco cerca del borde proximal. A los lados de esta zona central hay dos profundas fosetas, que son en realidad dos orificios que penetran en el hueso, ensanchados en su comienzo en forma de foseta. Estas fosas son alargadas en sentido proximal-distal, y los orificios penetran en el hueso en dos conductos paralelos al eje principal, y oblicuos en sentido palmar-distal.

La parte distal del área palmar es una superficie rugosa con pocos orificios. Sus límites externo y distal forman un arco continuo de borde bien marcado.

El resto de la cara se extiende desde este arco hasta el límite distal, que es aproximadamente recto. Es la parte que corresponde a la lámina del manguito óseo. Toda el área palmar corresponde al cuerpo óseo basal.

Caras laterales y dorsal.- Junto con la parte distal de la cara palmar forman una superficie convexa, de sección elipsoidal, aplastada en sentido dorsal-palmar. Esta superficie es bastante uniforme, con numerosos orificios. La mayor parte de ella corresponde a la lámina ósea que envuelve a la parte proximal del soporte ungual.

Aunque la superficie es bastante uniforme, cabe señalar que la cara lateral externa, en su mitad distal, es algo saliente, y forma un amplio tubérculo, de superficie algo distinta a la del resto de la lámina ósea, con orificios mayores en su contorno palmar y dorsal.

La cara lateral externa es algo menos ancha que la mesial, con lo cual la sección del manguito óseo viene a ser ovoidea más bien que elipsoidal, especialmente en su parte distal, en la que esta forma es acentuada por la presencia del tubérculo lateral.

PARTE DISTAL.- Tiene la forma de un punzón óseo de sección triangular, bien entendido que su función no era clavarse, sino soportar una uña ciertamente excepcional.

Su longitud total es más de la mitad de la falange, aunque una parte está cubierta por la lámina basal. La parte que sobresale es algo

más de la mitad de la longitud del hueso en su cara palmar, y algo menos de la mitad en su cara dorsal.

En conjunto, esta parte distal es bastante regular y no presenta accidentes notables. Tiene sección triangular, de vértices laterales y palmar, y por lo tanto presenta tres caras y tres bordes. Toda ella está ligeramente curvada en sentido distal-palmar. La sección es triangular en toda su longitud, pero sus caras y vértices son diferentes.

Hay que señalar una asimetría en esta parte distal: en la mitad lateral (radial), la cara dorsal y lateral forman un diedro más agudo que en la mitad mesial (cubital).

También hay que señalar una característica no frecuente en este tipo de falanges ungueales: Todo el hueso está aplastado en sentido dorsal-palmar, en vez de estarlo lateralmente, como es el caso más frecuente en los mamíferos.

Se describen los bordes y las caras.

Borde lateral.- Es una nítida arista entre la cara dorsal, que es convexa, y la cara palmar-lateral, que es cóncava.

Tiene su origen próximo a la foseta externa del área palmar de la parte basal, por consiguiente en posición palmar respecto al plano frontal del hueso. En norma lateral describe un arco siempre cóncavo en sentido palmar, que sobrepasa dorsalmente al plano frontal del hueso en la parte descubierta de éste, hasta su extremo, que viene a coincidir con el eje del hueso, es decir, aproximadamente en la intersección de los planos sagital y frontal.

En toda la extensión recubierta por la parte basal, algo más del primer tercio del borde, éste es aproximadamente paralelo al plano sagital; luego se curva ligeramente hasta alcanzar el extremo.

Borde mesial.- Es semejante al borde lateral, pero menos agudo, de acuerdo con la disimetría señalada.

Borde palmar.- Es ligeramente cóncavo en sentido palmar, y recto en sentido proximal-distal. Es redondeado en toda su extensión, pero más en su base que en su ápice, con lo cual el diedro palmar se va señalando mejor hacia el extremo distal.

Cara dorsal.- Es la más extensa, convexa, bastante uniforme. No es simétrica, ya que la línea dorsal de la convexidad no sigue el plano sagital del hueso, sino que está bastante desplazado de él en



sentido mesial en su comienzo, y se va acercando a él en su parte distal. A partir de esta línea podemos distinguir el área mesial y el área lateral de la cara.

El área mesial, menos extensa, acaba siendo poco convexa y prácticamente paralela al plano sagital, es decir, como si fuese una cara lateral, bien señalada en toda la extensión en la que el borde es paralelo al plano sagital.

El área lateral comienza siendo poco convexa, durante más de la mitad de su extensión en sección transversal; luego se hace más convexa; y de nuevo menos convexa junto al borde. Por lo tanto, también se forma una cara lateral, pero menos extensa en su base que la cara lateral mesial; menos extensa también en sentido longitudinal; y oblicua respecto al plano sagital, es decir, forma un diedro más agudo con la correspondiente cara palmar que el área mesial.

Hay un único accidente que señalar en la cara dorsal: un surco longitudinal, como un estrecho canal desde poco más de la mitad del hueso hasta casi su extremo, más notable aún porque está precisamente en la continuación de la línea de máxima convexidad dorsal, que parece bifurcarse a ambos lados de este surco.

La cara dorsal presenta orificios, que son menores y más escasos en la parte proximal, y mayores y más numerosos hacia los bordes de la parte distal, especialmente el mesial, y sobre todo en el surco longitudinal. En la zona triangular terminal, estos orificios se abren como finos tubos paralelos al eje del hueso.

Caras palmares mesial y lateral.- Son cóncavas hasta el extremo distal. Son prácticamente iguales, muy regulares, sin ningún accidente notable. Presentan menos orificios y más pequeños que en la cara dorsal, y también en estas caras son mayores y más abundantes hacia el extremo distal.

DEDO II - MEDIDAS

Valores en milímetros, en las piezas indicadas al comienzo de cada columna, entre los puntos señalados al comienzo de cada fila.

piezas	<i>Scelidothorium</i>			<i>Scelidodon</i>		
	755	477	758	<i>bravardi</i>	<i>carlesi</i>	<i>capellinii</i> <i>tarijensis</i>
	d	i	i	d	d	i   d   i
puntos						
<u>FALANGE 1ª</u>						
<u>dorso-palmar, máximo</u>	40				47	56   57
<u>transversal máximo</u>	39,5					44,5   48   46
49						
<u>proximal-distal en mitad radial</u>	19,5					
<u>proximal-distal en mitad mesial</u>	23					
<u>FALANGE 2ª</u>						
<u>dorso-palmar proximal</u>	42				49	54   55
<u>transversal proximal</u>					37	
<u>transversal máximo (entre pilares laterales)</u>	38,5				39	48   48,5
<u>proximal-distal en el plano frontal, cara radial</u>	40					
<u>proximal-distal en el plano frontal, cara mesial</u>	44					
<u>dorso-palmar en el disco radial de la polea</u>	30					
<u>dorso-palmar en el disco mesial de la polea</u>	34					
<u>separación dorsal de los discos</u>	≈24					
<u>separación palmar de los discos</u>	31					

	<i>Scelidotherrum</i>					<i>Scelidodon</i>			
piezas	757	477	758	<i>bravardi</i>	<i>carlesi</i>	<i>capellinii</i>	<i>tarijensis</i>		
	d	i	i	d	d	i	d	i	i
<hr/>									
puntos									
<u>FALANGE UNGUEAL</u>									
<u>longitud, máximo</u>									
	≈193								
<u>parte basal, zona proximal, transversal máximo</u>									
	54								
<u>parte basal, zona proximal, dorso-palmar máximo</u>									
	46								
<u>área palmar, longitud, máximo</u>									
	≈48								49
<u>área palmar, transversal máximo</u>									
	36								42
<u>área palmar, distancia entre bordes externos de los orificios grandes</u>									
	35								39
<u>área palmar, distancia entre bordes internos de los orificios grandes</u>									
	19								26
<u>longitud orificios grandes</u>									
	≈16								≈15
<u>saliente óseo, dorso-palmar, basal</u>									
	28								30
<u>saliente óseo, transversal, basal</u>									
	37								41
<u>saliente óseo, dorso-palmar, medio (al comienzo de la inflexión del borde radial)</u>									
	20								18
<u>saliente óseo, transversal al comienzo de la inflexión</u>									
	≈33								36
<u>articulación, transversal, máximo</u>									
	38								
<u>articulación, longitud máxima parte radial</u>									
	≈39								
<u>articulación, longitud máxima parte cubital</u>									
	42								

## **DEDO TERCERO - DESCRIPCION BASICA**

### **FALANGE PRIMERA**

Las tres falanges del dedo III presentan los mismos caracteres estructurales que las falanges del dedo II. Por lo tanto, se hará la descripción de estos huesos tomando como referencia la del dedo II. No se repetirán los rasgos comunes, sino se señalarán principalmente los rasgos diferenciales.

La falange 1ª del dedo III es mayor que la del dedo II, como es mayor también el metacarpiano. Es de forma similar, pero no está alargada en sentido dorsal-palmar. La dimensión mesial y la transversal pueden ser excepcionalmente iguales; normalmente, es mayor la dimensión transversal.

En esta falange se acentúan las disimetrías señaladas en el dedo II, que dan como resultado un hueso con la mitad cubital mayor que la radial; con la mitad palmar mayor que la dorsal; y con un contorno trapezoidal en vez de rectangular.

**CARA PROXIMAL.-** Esta cara sí está alargada en sentido dorsal-palmar en su conjunto, además de estar alargadas en este sentido sus estructuras características.

El surco medio es más abierto. Presenta una irregularidad semejante en su parte media, pero más acusada, ya que se extiende hasta la faceta radial, afectando a un segmento de la arista de separación del surco y la faceta en su mitad dorsal.

La faceta radial es más amplia y más uniforme que en el dedo II. La escotadura lateral apenas se marca, y sus mitades dorsal y palmar son semejantes; es, realmente, una única faceta articular.

La faceta cubital es mucho más estrecha, y muy diferente a la del dedo II. Una superficie articular neta, con un borde definido, sólo se encuentra en los extremos dorsal y palmar, especialmente en este último. Aquí la arista de separación con el surco es muy redondeada, y la superficie articular se extiende lateralmente en una reducida faceta, de borde convexo. En el extremo dorsal también existe una faceta, no tan

definida. La parte central, hasta el borde del surco, presenta una superficie más rugosa, con orificios, sin las características de una faceta articular.

Hay que señalar la presencia de una superficie articular en la parte dorsal-radial del hueso. Es una carilla convexa, aproximadamente oval, separada de la estrecha faceta articular radial. Por lo tanto, parece pertenecer más bien a la cara lateral, y de hecho está orientada algo lateralmente, sin alcanzar los 45° de desviación del plano transversal.

CARA PALMAR.- En la parte media del hueso, entre ambos surcos mesiales, la cara queda reducida sólo al borde entre las superficies de los surcos, que se unen en ángulo muy agudo.

No se presentan las carillas para los sesamoideos como facetas articulares, aunque el hueso presenta en esa zona una forma semejante a la del dedo II. Hay que señalar que la prolongación proximal de la mitad cubital es mucho mayor que la de la mitad radial.

CARA DISTAL.- En esta falange el surco medio es más ancho y menos regular que en el dedo II. La foseta palmar apenas se señala.

Las facetas articulares laterales son mucho más irregulares. La faceta radial, más estrecha que la cubital, presenta dos carillas articulares en sus zonas dorsal y palmar, separadas por una superficie no articular en más del tercio central de la longitud de la faceta.

La carilla palmar está muy marcada, con un borde neto en todo su contorno. Es oval, alargada en sentido dorsal-palmar, convexa, e inclinada hacia el surco medio.

La carilla dorsal es también alargada, de contorno lateral convexo, poco convexa o casi plana, sin separación definida con el surco y la foseta dorsal de éste.

La faceta cubital es convexa en sentido dorsal-palmar y en sentido transversal, con un saliente medio en forma de arista, bien señalado, hacia la mitad del hueso. Por lo tanto, una parte de la faceta tiene inclinación mesial, y otra parte tiene inclinación lateral.

Las superficies del surco y de la faceta son claramente distintas, y existe un fino borde de separación entre ellas.

La mitad palmar de la faceta es más ancha que la mitad dorsal.

---

OTRAS CARAS DE LA FALANGE.- Las demás caras no presentan rasgos diferenciales dignos de resaltarse.

---

### FALANGE SEGUNDA

De la misma estructura que la falange 2ª del dedo II, por sus proporciones es un hueso más corto, más ancho y menos simétrico. Parece como si la mitad cubital se hubiese desplazado algo sobre la radial, con lo que el disco cubital es algo más saliente en sentido distal, y el plano principal de la parte distal forma un ángulo de unos 150° con el de la parte basal, en sentido radial.

Hay que señalar también la disimetría de las mitades dorsal y palmar: la dorsal es bastante mayor, y se extiende más en sentido proximal.

CARAS PROXIMAL Y DISTAL.- Son muy semejantes a las del dedo II, en sus elementos articulares, y en los demás accidentes.

CARAS DORSAL Y PALMAR.- En la cara dorsal, la disimetría se acusa especialmente en la forma de la foseta media, que resulta romboidea, alargada en sentido proximal-radial a distal-cubital.

Se marca muy bien el borde de la mitad radial de la garganta de la polea y del disco externo sobre la fosa media.

La cara palmar es poco diferente de la del dedo II, con las modificaciones que se han señalado.

El borde proximal presenta la escotadura media entre las superficies articulares proximales; pero el ángulo proximal-radial es más agudo, y en esa zona se produce un reforzamiento del hueso. Desde el borde reforzado parten unas trabéculas paralelas en la dirección mayor de la fosa media, con orificios entre ellas, que también están alargados en ese sentido.

CARAS LATERALES.- La cara radial es la más diferente de las caras del hueso respecto a las del dedo II.

El borde proximal es oblicuo en sentido dorsal-proximal, por extenderse la parte basal en ese sentido.

La parte media de la cara forma un tubérculo aplastado, que se extiende hasta más de la mitad del disco radial. La parte distal, correspondiente al disco, queda reducida a una superficie en forma de media luna.

Esta cara resulta proporcionalmente más reducida que la del dedo II. Si se completa el círculo que correspondería al disco radial, se alcanza casi el borde proximal.

Al contrario que la cara radial, la cara cubital es prácticamente idéntica a la del dedo II.

---

### FALANGE UNGUEAL

La falange ungueal del dedo III es semejante a la del dedo II, y se puede hacer su descripción comparando sus estructuras con las descritas en el dedo II.

Sólo hay que señalar una diferencia importante: en la falange de este dedo, la asimetría es contraria a la del dedo II; es decir, el borde cubital es más agudo que el radial.

**PARTE BASAL**- Esta parte es semejante en forma y dimensiones a la del dedo II.

La longitud total es algo mayor en el dedo III, por la presencia de un tubérculo en su extremo proximal, antes de la cavidad articular radial, cuyo borde proximal queda así separado del extremo proximal del hueso.

La máxima anchura del hueso, en norma palmar, se encuentra en el dedo II aproximadamente a nivel del arco distal de las cavidades articulares, y a partir de ese nivel, el manguito óseo viene a ser recto. En el dedo III, ese nivel se halla en una situación algo más distal, ya que el manguito presenta un tubérculo amplio en la mitad distal de su borde radial, lo que hace que el hueso presente su máxima anchura a ese nivel.

En la parte proximal de ese borde radial, y algo desplazada en sentido palmar, existe un área de superficie más lisa que la circundante lateral y dorsal, finamente estriada, separada por un reborde del área palmar de esta falange.

Finalmente, señalaremos que en este dedo III la cara proximal articular está aún más inclinada en sentido palmar que en el dedo II.

PARTE DISTAL.- El punzón óseo que soporta la uña es menor que en el dedo II en todas sus medidas absolutas, y resulta aún menor en relación con la parte basal, ya que esta parte es semejante a la del dedo II. La parte que sobresale es menos de la mitad de la longitud del hueso en su parte palmar, y unos dos quintos de ella en su parte dorsal.

El punzón está aplastado en sentido dorsal-palmar sólo en la parte libre distal; en la parte proximal, dentro del manguito, lo está en sentido lateral.

En norma palmar, las dos caras son menos cóncavas que en el dedo II.

En norma dorsal, el surco longitudinal dorsal se marca más, por ser el hueso más elevado, y bifurcarse claramente la línea de máxima convexidad. Está muy señalada la que se dirige hacia el borde cubital, al que se une cerca del extremo del hueso. Por lo tanto, éste sólo es de sección triangular en su extremo distal.

### DEDO III - MEDIDAS

Valores en milímetros, en las piezas indicadas al comienzo de cada columna, entre los puntos señalados al comienzo de cada fila.

piezas	<i>Scelidotherrum</i>						<i>Scelidodon</i>	
	755	477	758	<i>bravardi</i>	<i>carlesi</i>		<i>capellinii</i>	<i>tarijensis</i>
	d	i	i	d	d	i	d	i
puntos								
<u>FALANGE 1ª</u>								
<u>dorso-palmar</u>								
	48,5				51		55	62 63
<u>dorso-palmar en mitad radial</u>								
		46						
<u>dorso-palmar en mitad cubital</u>								
		48						
<u>transversal</u>								
	50	54,5			51		55	≈63
<u>proximal-distal en mitad radial</u>								
		17						
<u>proximal-distal en mitad mesial</u>								
		22,5						



piezas :	<i>Scelidotherium</i>						<i>Scelidodon</i>			
	755	477	758	<i>bravardi</i>	<i>carlesi</i>		<i>capellinii</i>		<i>tarijensis</i>	
	d	i	i	d	d	i	d	i	d	i
puntos										
<u>FALANGE 2ª</u>										
<u>dorso-palmar en mitad radial</u>										
	43,5									
<u>dorso-palmar en mitad cubital (máximo)</u>										
	47	52		48		≈49	55		53	
<u>transversal máximo, entre pilares</u>										
	47	48		49,5		50	≈50		56	≈55
<u>dorso-palmar en el disco radial de la polea</u>										
	33	36		32,5						
<u>dorso-palmar en el disco cubital de la polea</u>										
	35	38		34						
<u>separación dorsal entre los discos</u>										
	26									
<u>separación palmar entre los discos</u>										
	34									
<u>separación dorsal entre las superficies articulares de los discos: se acercan hasta</u>										
	21									
<u>separación palmar entre las superficies articulares de los discos: se separan hasta</u>										
	37,5									
<u>polea, transversal máximo</u>										
				31,5						

	<i>Scelidotherrum</i>				<i>Scelidodon</i>			
piezas	757	477	758	<i>bravardi</i>	<i>carlesi</i>	<i>capellinii</i>	<i>tarijensis</i>	
	d	i	i	d	d	i	d	i
puntos								
<u>FALANGE UNGUEAL</u>								
<u>longitud, máximo</u>	179							
<u>parte basal, zona proximal, transversal máximo</u>	51						60	
<u>parte basal, zona distal, transversal máximo</u>							69	
<u>parte basal, zona proximal, dorso-palmar máximo</u>	≈45						51	
<u>parte basal, zona distal, dorso-palmar máximo</u>							55	
<u>área palmar, longitud, máximo</u>	≈50						57	
<u>área palmar, transversal máximo</u>	35						45	
<u>área palmar, distancia entre bordes externos de los orificios grandes</u>	31						40	
<u>área palmar, distancia entre bordes internos de los orificios grandes</u>	17						26	
<u>longitud orificios grandes</u>	≈15						≈14	
<u>saliente óseo, dorso-palmar, basal</u>	29						30	
<u>saliente óseo, transversal, basal</u>	30						42	
<u>saliente óseo, dorso-palmar, medio (al comienzo de la inflexión del borde radial)</u>	22							
<u>saliente óseo, transversal al comienzo de la inflexión</u>	26							
<u>articulación, transversal, máximo</u>	39							
<u>articulación, longitud máxima parte radial</u>	40							
<u>articulación, longitud máxima parte cubital</u>	38							

## DEDOS CUARTO Y QUINTO

El acropodio en los dedos IV y V presenta un marcado proceso regresivo, que llega hasta la pérdida anatómica de la falange ungueal y, paralelamente, la pérdida fisiológica de la función motora más característica del dedo. Esta regresión es más acusada en el dedo V que en el IV y, en cada dedo, en la falange 3ª más que en la 2ª, y en ésta más que en la 1ª.

Además, como se ha indicado anteriormente, la reducción es mayor en *Scelidothorium* que en *Scelidodon*, dentro de un mismo proceso. Así, *Scelidodon* aún presenta los tres elementos del acropodio del dedo IV, aunque la falange 3ª es informe; en el dedo V aún está más reducida, y fusionada con la 2ª. En *Scelidothorium*, el dedo IV viene a ser como el V de *Scelidodon*, y el V es aún más reducido, con una sola pieza en el acropodio.

### DEDO CUARTO - DESCRIPCION BASICA

Se describen las piezas del dedo IV en *Scelidodon*.

**FALANGE PRIMERA.-** Son aún reconocibles en ella algunos de los caracteres típicos de este hueso en los dedos II y III. Es también un hueso corto, pero proporcionalmente no tan corto como en esos dedos. Sus estructuras están desdibujadas. Resulta un hueso tosco, muy diferente de la falange 1ª típica.

Presenta los dos surcos característicos, proximal y distal, alargados en sentido dorsal-palmar.

La falange queda así dividida en dos partes, mesial y cubital, que ya no pueden ser llamadas "mitades", porque la falange no tiene la regularidad de la del dedo II. En efecto, el dedo IV se muestra curvado en sentido radial a nivel de esta falange, proceso apreciable ya en el dedo III. Como resultado de esta curvatura, la parte mesial es menor que la parte cubital. Por lo mismo, en el dedo III se reduce el área lateral cubital de la cara proximal; en el dedo IV, desaparece.

La parte mesial es semejante a la de la falange del dedo II, con el cambio de proporciones señalado.

La parte cubital es muy diferente: la cara externa del surco se extiende hasta el borde lateral, que forma un arco cóncavo saliente en sentido proximal, lo cual origina una amplia cara lateral cubital.

La superficie del hueso es rugosa, con orificios, en las caras dorsal y mesial, y más aún en la palmar. En la cara lateral, la superficie es semejante a las de las falanges de los dedos II y III.

La cara proximal es totalmente articular, de contorno bien definido.

FALANGE SEGUNDA.- El proceso de regresión es más acusado aún en esta falange que en la 1ª. No obstante, aún se pueden reconocer en ella algunas estructuras típicas, aunque muy simplificadas. La reducción es extrema en la cabeza articular.

También se aprecia la curvatura de esta falange en sentido radial.

FALANGE TERCERA.- Puede presentarse aún en este dedo un nódulo óseo, como último residuo de la falange ungueal.

[illegible]

## DEDO QUINTO - DESCRIPCION BASICA

FALANGE PRIMERA.- Independiente aún en *Scelidodon*, es semejante a la del dedo IV por su forma, con la cara mesial menor que la lateral, como resultado de la torsión del dedo en sentido radial.

Las caras proximal y distal son articulares, más cóncava la proximal, casi plana la distal. No se aprecian las estructuras típicas.

FALANGES SEGUNDA Y TERCERA.- Se presentan fusionadas, en una pieza convexa en todo su contorno, algo más larga que ancha.

Tiene una parte basal semejante a la falange 1ª, en la que también se aprecia la torsión. A ésta se añade como un nódulo terminal, redondeado.

---

En *Scelidootherium* queda en el dedo V una única pieza, seguramente resultado de la fusión de las tres falanges, después de la progresiva reducción y soldadura de las últimas.

Es una pieza pequeña, curva, poco más larga que ancha. Presenta una cara proximal articular, y un extremo más estrecho y redondeado. Es como un cono redondeado en el vértice y curvado en sentido radial. Parece un hueso esponjoso, con muchos orificios en la superficie. La parte mesial es cóncava, y la lateral convexa.

---

## DEDO V - MEDIDAS

Valores en milímetros, en la mano derecha de *Scelidodon capellinii*:

### FALANGE 1ª

dorso-palmar: ..... 38  
transversal: ..... 29

### FALANGES 2ª-3ª

proximal-distal: ..... 27  
dorso-palmar: ..... 27  
transversal: ..... 25

**PARTE 2<sup>a</sup>**  
**ESTUDIO DE LA MUSCULATURA**  
**DE LA**  
**EXTREMIDAD ANTERIOR**

## **A) - DESCRIPCION DE LA MUSCULATURA**

Se pretende en este apartado deducir las características de los músculos de los esclidoterios, en cuanto sea posible. Ya se ha explicado que se van a estudiar conjuntamente las características anatómicas y funcionales.

En esta parte, el estudio se ve facilitado por dos rasgos de la extremidad de los esclidoterios. El primero es el gran relieve, en general, que presentan sus huesos y, en concreto, por lo bien marcadas que suelen estar las inserciones musculares. No obstante, la aplicación automática de este criterio llevaría a conclusiones falsas, como se indicará en los casos necesarios.

Al avanzar en el estudio se comprobará un segundo rasgo de la extremidad: que los músculos principales se encuentran bien desarrollados, y no presentan adaptaciones extremas. Esto permite establecer una estructura muscular clara en sus caracteres fundamentales, que se intentará completar en lo posible con deducciones sobre los caracteres secundarios.

En el Planteamiento de la Tesis se han señalado las divisiones de este apartado (Clasificación, Abreviaturas, Descripción), y los criterios a utilizar en su estudio. Se añaden algunas aclaraciones.

**Clasificación.**-Ante la imposibilidad de recoger en una página del tamaño requerido el cuadro completo de la clasificación, se ha insertado primero la clasificación, expresando sólo los apartados, según los criterios de la Miología Comparada; a continuación, en dos páginas, se recogen los músculos y sus abreviaturas.

**Abreviaturas.**- La relación alfabética de estas abreviaturas, con su correspondencia, se presenta con un tipo de letra menor, para recogerlas en una sola página. Esta página se incluirá como leyenda en los dibujos de las inserciones musculares.

**Descripción de cada músculo.**- Se siguen en la descripción de cada músculo las etapas señaladas, que expresan un orden deductivo (definición, variantes, función, "datos" óseos, características del músculo en los esclidoterios).

Esto no supone que se hayan hecho siempre cinco apartados en la descripción de cada uno de los 48 músculos principales de la



extremidad anterior (67 en total, si se tienen en cuenta sus componentes). No obstante, se ha seguido ese esquema, a veces en orden distinto, a veces implícito, buscando siempre la claridad en la exposición, que se ha procurado acompañar con una suficiente diferenciación de los apartados.

### CLASIFICACIÓN DE LOS MÚSCULOS

músc. extrínsecos	músculos branquioméricos o céfalo-viscerales		
	músculos somáticos	de origen dorsal (suprazonal)	
		de origen ventral (infrazonal)	
músc. intrínsecos	músculos del hombro y del brazo	elementos dorsales	grupo del gran dorsal
			grupo del subescapular
			grupo del deltoides
			grupo del triceps
		elementos ventrales	grupo pectoral
			grupo de los <i>spinati</i>
			grupo braquial ventral
	músculos del antebrazo y de la mano	cara dorsal	grupo superficial:
			músculos epicondilianos
			sector radial
			sector central
			sector cubital
			grupo profundo:
			músculos de la mano
		cara ventral	grupo superficial:
			músculos epitrocleanos
			sector radial
			sector central
			sector cubital
			grupo profundo:
			músculos de la mano

CLASIFICACIÓN DE LOS MÚSCULOS - ABREVIATURAS

músc. branquioméricos o céfalo-viscerales		ltrapezius	trpz
		lsterno-cleido-mastoideus	sclm
músculos somáticos	de origen dorsal	lrhomboideus	rhom
		l rhomboideus capitis o occipitalis	rhca
		l rhomboideus cervicis	rhce
		l rhomboideus dorsi	rhdo
		llelevator scapulae ventralis	lscv
		lserratus anterior = serratus anterior + + levator scapulae dorsalis	sera lscd
	de origen ventral	lsubclavius	sbcl
		lcosto-scapularis	cosc
	grupo g.dors.	l latissimus dorsi	lado
		ldorso-epitrochlearis	doep
	grupo subes.	lteres maior	tema
		lsubscapularis	susc
	elem. grupo dors. delt.	ldeltoideus	delt
		lteres minor	temi
		ltriceps brachii	trbr
músc. hombro y brazo	grupo tric.	l triceps caput longum	trcl
		l triceps caput laterale	trct
		l triceps caput mediale	trcm
		lpectoralis maior o superficialis	pema
		l pectoralis pars clavicularis	pecl
	grupo pect.	l pectoralis pars sterno-costalis	pesc
		l pectoralis pars abdominalis	peab
		lpectoralis minor o profundus	pemi
	elem. grupo vent. spin.	lsupraspinatus	susp
		linfraspinatus	insp
		lcoraco-brachialis	cobr
	grupo braq.	l coraco-brachialis superficialis	cobs
		l coraco-brachialis medius	cobm
	vent.	l coraco-brachialis profundus o brevis	cobp
		lbiceps brachii	bibr
		lbrachialis	brac

		lsupinator	supi
	se.	lbrachio-radialis	brra
	ra.	lensor carpi radialis longus	ecrl
		lensor carpi radialis brevis	ecrb
	grupo	se. lensor digitorum communis	edco
	superf.	ce. lensor digitorum lateralis	edla
c.		se. lanconeus	anco
do.	cu.	lensor carpi ulnaris	ecau
		labductor pollicis longus	apol
		l abductor pollicis longus s.s.	apol
	grupo	l extensor pollicis brevis	epob
	prof.	lensor digitorum profundus	edpr
		l = extensor pollicis longus +	epol
		l + extensor indicis proprius	eind
		lensores breves digitorum manus	
		o profundi	ebpr
músc.		se. lpronator teres	prte
ante.	ra.	lflexor carpi radialis	fcar
mano		lpalmaris longus externus	pale
	grupo.	se. lflexor digitorum superficialis	fdsu
	superf.	ce. l(palmaris longus intermedius: <i>cfr.</i> p.l.externus)	
		se. lepitrochleo-anconeus	epan
	cu.	lflexor carpi ulnaris	fcau
		lpalmaris longus internus	pali
c.		lpronator quadratus	prqu
ve.		lflexor digitorum profundus	fdpr
		l flexor pollicis longus	fpol
		l flexor digitorum profundus	fdpr
	grupo	l lumbricales	lumb
	profundo	l palmaris brevis	pabr
		l flexor brevis manus	fbma
		l abductor pollicis brevis	apob
		l abductor minimi digiti	abmi
		l adductores breves o contrahentes	adbr
		l interossei	into

MÚSCULOS-ABREVIATURAS (por orden alfabético de éstas)

abductor minimi digiti	abmi	flexor pollicis longus	fpol
adductores breves o contrahentes	adbr	infraspinatus	insp
anconeus	anco	interossei	into
abductor pollicis brevis	apob	latissimus dorsi	lado
abductor pollicis longus	apol	levator scapulae dorsalis	lscd
biceps brachii	bibr	levator scapulae ventralis	lscv
brachialis	brac	lumbricales	lumb
brachio-radialis	brra	palmaris brevis	pabr
coraco-brachialis medius	cobm	palmaris longus externus	pale
corac.-brach. profundus o brevis	cobp	palmaris longus internus	pali
coraco-brachialis	cobr	pectoralis pars abdominalis	peab
coraco-brachialis superficialis	cobs	pectoralis pars clavicularis	pecl
costo-scapularis	cosc	pect. maior o superficialis	pema
deltoides	delt	pectoralis minor o profundus	pemi
dorso-epitrochlearis	doep	pect. pars sterno-costalis	pesc
extensores breves digi-		pronator quadratus	prqu
torum manus o profundus	ebpr	pronator teres	prte
extensor carpi ulnaris	ecau	rhomb. capitis o occipitalis	rhca
extensor carpi radialis brevis	ecrb	rhomboideus cervicis	rhce
extensor carpi radialis longus	ecrl	rhomboideus dorsi	rhdo
extensor digitorum communis	edco	rhomboideus	rhom
extensor digitorum lateralis	edla	subclavius	sbcl
extensor digitorum profundus	edpr	sterno-cleido-mastoideus	sclm
extensor indicis proprius	eind	serratus anterior	sera
epitrochleo-anconeus	epan	supinator	supi
músculos epicondilianos	epic	subscapularis	susc
músculos epitrocleanos	epit	supraspinatus	susp
extensor pollicis brevis	epob	teres maior	tema
extensor pollicis longus	epol	teres minor	temi
flexor brevis manus	fbma	triceps brachii	trbr
flexor carpi radialis	fcar	triceps caput longum	trcl
flexor carpi ulnaris	fcau	triceps caput mediale	trcm
flexor digitorum profundus	fdpr	triceps caput laterale	trct
flexor digitorum superficialis	fdsu	trapezius	trpz

## DESCRIPCIÓN DE CADA MÚSCULO

## ÍNDICE

Trapezius	273
Sterno-cleido-mastoideus	278
Omo-hyoideus y Sterno-hyoideus	278
Rhomboideus	279
Levator scapulae ventralis	283
Serratus anterior + Levator scapulae dorsalis	283
Subclavius y Costo-scapularis	286
Latissimus dorsi y Dorso-epitrochlearis	287
Teres maior	290
Subscapularis	292
Deltoides	293
Teres minor	295
Triceps brachii	297
Pectoralis major o superficialis	300
Pectoralis minor o profundus	303
Supraspinatus y Infraspinatus	305
Coraco-brachialis	306
Biceps brachii	308
Brachialis	312
Músculos del antebrazo y de la mano	313
Supinator	316
Brachio-radialis	317
Extensor carpi radialis longus y E. c. r. brevis	318
Extensor digitorum communis	320
Extensor digitorum lateralis	323
Anconeus	323
Extensor carpi ulnaris	324
Músculos del dedo I de los escelidoterios	326
Abductor pollicis longus + Extensor pollicis brevis	327
Extensor digitorum profundus (= Extensor pollicis longus + + Extensor indicis proprius )	329
Extensores breves digitorum manus o profundi	330
Pronator teres	332
Flexor carpi radialis	333
Palmaris longus externus	335
Flexor digitorum superficialis	336

<i>Epitrochleo-anconeus</i> .....	337
<i>Flexor carpi ulnaris</i> .....	338
<i>Palmaris longus internus</i> .....	339
<i>Pronator quadratus</i> .....	340
<i>Flexor digitorum profundus</i> y <i>Flexor pollicis longus</i> .....	342
Músculos propios de la mano.....	345
<i>Palmaris brevis</i> .....	346
<i>Flexor brevis manus</i> .....	347
<i>Abductor pollicis brevis</i> .....	347
<i>Abductor minimi digiti</i> .....	348
<i>Lumbricales</i> .....	348
<i>Contrahentes</i> o <i>Adductores breves</i> .....	349
<i>Interossei</i> .....	350

### TRAPEZIUS

Este músculo, siempre importante en los Mamíferos, realiza la función pasiva de unir el miembro al raquis, y la función activa de aproximarlos. A pesar de su constancia e importancia, es bastante variable, como lo son sus regiones de origen e inserción, y su anatomía comparada es muy complicada.

De situación superficial, consta típicamente de dos elementos: trapecio cervical o anterior (*acromio-trapezius*), con origen occipital-cervical-primera s vértebras dorsales, e inserción en la parte anterior de la espina escapular; y trapecio dorsal, torácico o posterior (*spino-trapezius*), con origen en las últimas vértebras dorsales e inserción en la parte posterior de la espina escapular.

Se señalan numerosas variantes en su origen e inserción, y en la importancia absoluta y relativa de sus componentes. Entre las variantes a tener en cuenta en este estudio, se pueden indicar:

1.- Se admite que un trapecio no dividido es la disposición originaria mammaliana, presente en bastantes formas inferiores de diversos Órdenes, entre ellos los Tardígrados.

2.- El trapecio anterior es potente en formas arborícolas, con independencia de que esté individualizado (Antropomorfos) o no lo esté (*Daubentonía*).

3.- La adaptación cavadora puede reducir (Tálpidos, Sorícidos) el trapecio anterior.

4.- La inserción del elemento anterior puede alcanzar el tercio acromial de la clavícula (Desdentados, Antropomorfos).

---

En los escelidoterios, este músculo debía ser muy importante. La inserción que se le atribuye en este trabajo es muy extensa: desde el comienzo de la espina, en el borde posterior de la escápula; a lo largo de toda la espina, incluido probablemente el puente; y hasta casi la mitad de la clavícula.

La amplitud de la parte supraespinosa de la escápula hace que la espina quede a una distancia notable de la columna y, por consiguiente, que el músculo tenga una gran superficie.

También hay que considerar que el miembro anterior de los escelidoterios es muy robusto, y requiere fuertes sujecciones musculares, además de las tendinosas y la ósea claviclar, que no es demasiado robusta.

Todas estas razones justifican la importancia atribuida al trapecio de los escelidoterios.

Se estudian primero las características del trapecio anterior, del trapecio posterior, y su posible división, interpretando los rasgos que presenta el esqueleto de los escelidoterios; luego se estudia su función.

Respecto al trapecio anterior, no parece probable que el origen se extendiese hasta la cabeza, por los rasgos que presenta la parte occipital y el cuello en los escelidoterios.

En efecto, el plano nuchal, muy marcado, es pequeño, en una cabeza estrecha y muy alargada. Este plano es superado lateralmente por las amplias apófisis de un atlas grande. El axis también es grande, y presenta una extensa apófisis espinosa, en forma de placa triangular alargada hacia atrás, que incluso cubre a la apófisis espinosa de la primera vértebra cervical. Las cuatro restantes cervicales tienen apófisis espinosas bien desarrolladas.

Así pues, el axis, las vértebras cervicales y las primeras dorsales, probablemente las cuatro primeras, proporcionan un origen suficiente al trapecio cervical. Por lo tanto, no es necesario atribuirle, además, un origen occipital, que tendría que salvar el importante hiato axis-plano nuchal. De hecho, no es normal un origen occipital en los mamíferos de características semejantes.

En cuanto a la inserción, se le atribuye en este trabajo la inserción clavicular en la cresta anterior de la mitad acromial, que está muy señalada, además de la inserción típica espinal. Toda esta inserción está conforme con la distribución que parece normal de las fibras musculares en la parte cervical.

Respecto al trapecio posterior, hay que considerar que los escelidoterios presentan un tórax alargado, con vértebras y costillas fuertes, y apófisis espinosas bien desarrolladas. El tramo de la 5ª a la 12ª vértebra dorsal, aproximadamente, es suficiente para servir de origen a un extenso trapecio posterior.

La inserción en la mayor parte de la espina es la normal. Pero al comienzo de la espina, entre ésta y el borde posterior, existe un área triangular, al final de la fosa supraespinosa. Esta área presenta unas crestas que forman un pronunciado ángulo con las crestas típicas de la fosa supraespinosa, que son convergentes hacia la cavidad glenoidea. Se interpreta en este trabajo que las crestas de esta área triangular, más marcadas en la espina, corresponden a la inserción del trapecio posterior. La inclinación de estas crestas está conforme con un origen del trapecio posterior hasta más de la mitad del tórax, quizás hasta la 12ª vértebra dorsal.

Queda por considerar si el trapecio era único o estaba dividido. El origen no aporta ningún dato positivo, en el sentido de sugerir una u otra condición. En él no se advierte ninguna discontinuidad. Esto es compatible, sin duda, con un trapecio único, pero no excluye la posibilidad de un trapecio dividido.

La inserción parece sugerir un hiato en la última parte del puente espinal, que presenta un borde superior bastante liso, desde luego más liso que en la propia espina y en la clavícula; este cambio en el área de inserción podría corresponder a un trapecio dividido. Pero el borde en esta parte sigue siendo rugoso, con rugosidad atribuible a inserción muscular. Además, en los mamíferos existe normalmente una fascia tendinosa, más o menos extensa, en la inserción espinal. Esta fascia podría ser continua desde la espina a la clavícula.

Se puede concluir que los datos de la espina-puente-clavícula son compatibles con un trapecio único.



Sin embargo, hay que considerar que en la extensa inserción del trapecio, los dos tramos más destacados son el extremo posterior, con las crestas sobre la espina y cara dorsal, y el extremo anterior, con la marcada cresta clavicular.

Por todo ello, parece correcto interpretar que el trapecio de los escelidoterios era único, pero presentaba un engrosamiento anterior y otro posterior, como ocurre en algunos mamíferos.

Se ha indicado anteriormente cuál es la función activa y la función pasiva de este músculo en los Mamíferos.

En cuanto a su función activa en los escelidoterios, tres datos nos orientan para deducir los movimientos en los que participaba y las características de los mismos:

1.- La distancia entre el origen y la inserción es grande. Por lo tanto, las fibras musculares debían ser muy largas, aun considerando la posible existencia de fascias más o menos extensas.

En consecuencia, hay que pensar en un acortamiento importante del músculo en la contracción, lo que supone un desplazamiento igualmente considerable de la escápula hacia el raquis.

2.- La espina es muy elevada. Esto proporciona un brazo de palanca singular para la acción de la parte media del músculo.

3.- El resalte de las inserciones indica un músculo de cierto grosor, aún mayor en los extremos. Sin duda se trata de un músculo extenso y grueso, es decir, voluminoso. Funcionalmente, era un músculo potente.

De acuerdo con estas estructuras, se pueden distinguir tres partes en el músculo, con diversa función activa: posterior, central y anterior. Esta distinción se refiere a tres partes funcionales, no a tres elementos constitutivos del músculo.

La parte posterior, inserta en el comienzo de la espina y área contigua, poco elevada, tendía primariamente a desplazar la escápula en sentido mesial-caudal; más exactamente, a desplazar el comienzo de la espina en sentido mesial-caudal. El desplazamiento de la escápula quedaba limitado por la unión clavicular, ya que también existía la unión clavicular-esternal. Supuesta fija la unión clavicular, el músculo producía un cierto giro en el muñón.

La parte central, inserta en la parte elevada de la espina y puente espinal, aproximaba este arco a la columna, lo cual suponía, primariamente, un desplazamiento del muñón en sentido mesial. Ahora bien, el brazo de palanca en la aplicación de la fuerza tendía también a producir un desplazamiento de la escápula en sentido lateral-dorsal, de más amplitud en su parte axilar.

La parte anterior del músculo, de inserción acromio-clavicular, constaba de fibras más cortas. Su contracción tendía a desplazar el muñón en sentido mesial-craneal, en un desplazamiento poco amplio por la conexión clavicular. Por lo tanto, las porciones anterior y posterior eran en parte antagonistas, como suele suceder en los trapecios con origen extenso.

Ahora bien, hay un carácter común en la función activa de estas tres partes del trapecio: todo el músculo es antagonista del deltoides. Aunque se completará este concepto en el estudio del deltoides, se puede decir que la inserción del trapecio es prácticamente opuesta al origen de este músculo, y su acción antagonista, pero ejercida simultáneamente a la de éste.

En efecto, el antagonismo trapecio-deltoides se ejerce en la línea de inserción, con tensiones opuestas. Pero si se consideran la totalidad de la extremidad, las acciones de ambos músculos resultan complementarias al ejercerse simultáneamente: el trapecio eleva la cintura, el deltoides eleva el miembro.

En cuanto a la función pasiva del trapecio en los esclidoterios, no cabe duda de que un músculo tan potente aseguraba una eficaz unión del miembro al raquis.

Esta unión no se ha de entender como puramente pasiva, distinta de las funciones activas que se han considerado, sino concomitante de ellas. Cuando se estudien los movimientos de la extremidad, en otra parte de este trabajo, siempre se tendrá presente que cualquier músculo capaz de producir un desplazamiento relativo de dos huesos, como caso más general, es capaz de oponerse al desplazamiento de sentido contrario, fijando la posición relativa de esos huesos, cuando actúan los músculos antagonistas. Dicho en términos de Miología Funcional, todo músculo es capaz de una contracción isotónica o de una contracción isométrica, que son, en lo fundamental, una única contracción, referidas a condiciones distintas.

En este sentido, el trapecio fija la extremidad respecto al raquis, y permite la eficacia de otros músculos, como se ha señalado a propósito de su antagonismo con el deltoides.

---

*STERNO-CLEIDO-MASTOIDEUS*

La función motora típica de este músculo se ejerce sobre la cabeza, no sobre la extremidad, excepto en los mamíferos aclaviculados, en los que forma parte del músculo braquiocefálico.

En los mamíferos claviculados, como son los escelidoterios, su inserción clavicular es el punto de aplicación de una fuerza que tiende a aproximar la clavícula a la cabeza y, por consiguiente, a adelantar la extremidad. Ahora bien, la fuerza actúa con un pequeño brazo de palanca, por la proximidad esternal; además, frecuentemente el músculo se inserta con un ángulo bastante oblicuo. Por esto, la función motora sobre el miembro resulta irrelevante, y de hecho no es considerada por los anatomistas.

Así pues, este trabajo se limita a constatar la presencia de este músculo en la extremidad y a señalar su inserción clavicular. De las características de la cabeza y del esternón se puede deducir que el músculo estaba muy desarrollado en los escelidoterios.

---

Otros dos músculos extrínsecos hiposomáticos pueden tener su origen en la cintura escapular, aunque no pertenecen a la extremidad, sino al complejo hipobranquial hioideo: son el *OMO-HYOIDEUS* y el *STERNO-HYOIDEUS*.

El *omo-hyoideus* tiene su origen típico en el omóplato. Es un músculo variable, que falta en bastantes casos; en particular, falta en los Xenartros.

El *sterno-hyoideus*, con origen normal en el manubrio esternal, puede extender su origen a veces al extremo esternal de la clavícula, e incluso ser éste el origen más importante (*Homo*); en estos casos se le suele denominar "esterno-cleido-hioideo".

En la cintura de los escelidoterios estaban ausentes, probablemente, estos dos músculos; los cuales, por otra parte, nunca participan en la motilidad del miembro. Por lo tanto, se prescindirá de ellos en este estudio.

---

### RHOMBOIDEUS

En los Mamíferos es un músculo plano, con origen en la nuca, vértebras cervicales y primeras dorsales, e inserción en el borde vertebral de la escápula. Realiza, en un plano más profundo, la misma función que el trapecio: la conexión activa y pasiva de la extremidad con la cabeza y el raquis.

En su constitución típica, se distinguen en él tres elementos:

-*rhomboideus capitis* o *occipitalis*, con origen en la cresta occipital e inserción en el ángulo superior de la escápula, a veces en inserción común con el *levator scapulae dorsalis*.

-*rhomboideus cervicis*, con origen en las vértebras cervicales y primeras dorsales, e inserción en la porción craneal del borde vertebral de la escápula, en su labio dorsal.

-*rhomboideus dorsi*, con origen en las vértebras dorsales a continuación del del *rh. cervicis*, e inserción en la parte caudal del borde vertebral, en su labio dorsal.

Estas tres porciones se presentan en todas las formas posibles de independencia y de fusión. Las porciones cervical y dorsal, individualizadas o fusionadas, son constantes. La gran variabilidad de este músculo impide precisar cuál sería la condición primitiva.

Esta variabilidad se da dentro de un mismo Orden. Así, en la mayoría de los Primates está individualizada la porción occipital y fusionadas la cervical y la dorsal, pero en los Antropomorfos falta la occipital; ahora bien, en el Hombre las dos porciones, cervical y dorsal, están separadas por un pequeño hiato en la mayoría de los casos. Además, excepcionalmente, puede existir en el Hombre un romboides occipital, y también un romboides del atlas y un romboides del axis.

Es notable la adaptación cavadora de los Tálpidos, pero no de otros cavadores, consistente en la pérdida de la inserción de origen en los

romboides de ambos lados y su fusión en un sólido ligamento interescapular, por encima de la columna vertebral.

---

Para deducir las características de este músculo en los esclidoterios, se han de considerar los siguientes caracteres del músculo y de los esclidoterios:

1.- La presencia de unas altas apófisis espinosas en las primeras vértebras dorsales hace desechar la posibilidad de un ligamento interescapular como el de los Tálpidos, además de que una especialización tan extrema no sería congruente con los demás caracteres de la extremidad.

También se debe desechar la atribución a los esclidoterios de una joroba como la del cebú, estructura singular mammaliana formada a expensas del *rh. cervicis*, aunque se deducirá que precisamente esta parte del romboides tenía un gran desarrollo.

2.- El romboides es doblado por el trapecio, en general, en los Mamíferos. El origen suele ser similar en ambos músculos; por lo tanto, se pueden aplicar en principio al romboides las consideraciones que se han hecho sobre el origen del trapecio.

Ahora bien, al considerar las inserciones respectivas, el borde vertebral y la espina, aparece un importante elemento diferencial: se modifica la longitud relativa de las fibras de ambos músculos. En efecto, la escápula de los esclidoterios presenta una extensa fosa supraespinosa; por consiguiente, las fibras del romboides quedan acortadas respecto a las del trapecio en lo que sea la distancia del borde vertebral a la espina, a lo largo del segmento comprendido entre el comienzo de la espina y el ángulo superior, zona en que la orientación de ambos músculos es similar.

El resto del borde vertebral queda más lejos del raquis que la inserción del trapecio, pero la diferencia de orientación de las fibras hace que las del trapecio sean también más largas. La máxima diferencia de longitud se da en las fibras del *rh. cervicis* del ángulo superior, muy cortas por la proximidad al raquis. En cambio, las fibras anteriores del *rh. cervicis* y del trapecio anterior, poco oblicuas al raquis, tienen una longitud similar.

3.- Es obvio que en el plano en que se aplican las fuerzas del romboides a la escápula, no se producen las modificaciones que introduce la elevación de la espina para el caso del trapecio.

4.- La escápula presenta un labio dorsal del borde vertebral muy desarrollado en toda su extensión, y en especial en el ángulo superior.

5.- En este ángulo, el borde hace un ángulo pronunciado, que se aproxima a los  $100^{\circ}$ .

6.- Inserciones musculares que resulten opuestas a las del romboides, por estar aproximadamente en un mismo plano, se dan en el reborde mismo del borde vertebral (fosa suprespinosa e infraespinosa); en el comienzo de la espina; en el borde axilar de la escápula; y en el reborde ventral del borde vertebral.

7.- En los Mamíferos, el romboides suele estar recubierto por el trapecio; es decir, su origen es menos extenso. Esta norma se puede considerar constante para la parte posterior del músculo. En la parte anterior, a veces el trapecio es menos extenso, y es desbordado por el *rh. cervicis* y por el *rh. occipitalis*.

8.- La característica, frecuente en el trapecio, de que sus fibras anteriores y posteriores formen un ángulo muy obtuso entre ellas, es excepcional en el romboides. Las fibras anteriores sí pueden ser casi paralelas al raquis, pero las posteriores casi siempre son inclinadas hacia adelante o transversas al raquis; como máximo, algo inclinadas hacia atrás.

9.- En el *rh. dorsi*, la función pasiva suele ser la más importante. Por una parte, los desplazamientos del borde vertebral respecto al raquis no son amplios, dada la cortedad de las fibras musculares; pero, además, la eficacia de la unión muscular puede verse reforzada por fibras conjuntivas.

10.- En los esclidoterios, el ángulo pronunciado que hace el área de inserción podría hacer pensar en un *rh. cervicis* y un *rh. dorsi* bien individualizados; pero en el área de inserción del ángulo superior no se advierte ninguna discontinuidad que sugiera la división del músculo.

Con todas estas consideraciones, se pueden indicar las características del romboides en los esclidoterios:

1.- No existiría el *rh. occipitalis*, como se consideró a propósito del trapecio. En este caso con mayor motivo, ya que la inserción que se

atribuye al romboides en el borde vertebral queda a mayor distancia de la cresta nual que en el caso del trapecio.

Tampoco resulta necesario para asegurar los movimientos de la cabeza; de hecho, el *rh. occipitalis* falta en muchos mamíferos de potente cabeza y cuello (*Bos*, *Equus*).

2.- El *rh. cervicis* tendría su origen en las vértebras cervicales y primeras dorsales, y su inserción en el ángulo superior hasta el comienzo del borde craneal de la escápula. La parte cervical sería menos oblicua al raquis, de fibras más largas, y la parte angular de fibras más cortas, muy cortas en el mismo ángulo, y más transversas. A partir del ángulo las fibras se irían haciendo más largas, aproximadamente transversas al raquis, quizás algo oblicuas en sentido caudal en el *rh. dorsi*.

3.- El mayor desarrollo del músculo debía corresponder al *rh. dorsi*, con inserción en una extensa área del borde vertebral, el cual debía estar algo inclinado respecto al raquis, de modo que las fibras más cortas corresponderían al ángulo superior, y las más largas a la fosa infraespinosa, quizás hasta el ángulo posterior. La longitud de las fibras posteriores podría ser el triple de las fibras angulares.

4.- Probablemente el músculo era único, sin solución de continuidad entre el *rh. cervicis* y el *rh. dorsi*.

5.- La parte del músculo próxima al ángulo superior realizaba la unión pasiva de la cintura a la columna, seguramente con el refuerzo de fibras conjuntivas.

6.- La parte cervical anterior debía extender su origen hasta el axis. Esta parte actuaba como músculo elevador de la cabeza y cuello.

7.- La función pasiva, de unión, era la principal en el *rh. dorsi*. Además, por la diferente longitud de sus fibras, podía aproximar al raquis el borde y el ángulo posterior, imprimiendo una rotación al muñón que desplazaba el ángulo glenoideo en sentido ventral-caudal.

8.- Finalmente, se puede concluir que el romboides tenía un gran desarrollo en los escleridoterios, y era el principal elemento en la unión de la cintura al raquis.

---

### LEVATOR SCAPULAE VENTRALIS

En su forma típica es una cinta muscular con origen en el ala del atlas e inserción en el acromion (o en el metacromion, si existe). Ausente en bastantes casos, su pérdida a veces no se sabe interpretar; p. ej., falta en el Hombre, caso único en los Primates. En general, se pierde en mamíferos cavadores y en arborícolas de movimientos lentos (Xenartros).

Sus diversas adaptaciones tienen en común la importancia secundaria del músculo. En efecto, su función aparece como accesoria de la de otros músculos del cuello, a los que a veces se incorpora. Su función motriz sobre la extremidad suele ser nula. Sólo en algunos mamíferos aclaviculados adquiere el músculo cierta relevancia en el movimiento del miembro al incorporarse al braquiocefálico.

En los escelidoterios existe, desde luego, un atlas y una zona acromial notables, pero ningún otro dato nos lleva a suponer un desarrollo importante de este músculo. Es probable que no existiera, como ocurre en los Xenartros actuales de características semejantes. De existir, sería como músculo accesorio del cuello.

En todo caso, la participación de este músculo en la función locomotora de los escelidoterios, objeto de este estudio, sería irrelevante.

---

### SERRATUS ANTERIOR + LEVATOR SCAPULAE DORSALIS

En general, el *serratus anterior* s. l. es un amplio músculo en abanico, con origen en la vértebras cervicales (*pars cervicis*) y primeras costillas (*pars thoracis*), e inserción en el labio ventral del borde vertebral de la escápula. Presenta dos engrosamientos en los extremos del borde vertebral, mientras queda delgada la lámina muscular entre ellos, a lo largo del borde.

Esta parece ser la disposición primitiva. La porción cervical de este músculo, frecuentemente individualizada, es la que se denomina *levator scapulae dorsalis*, el "angular del omóplato" de la Anatomía Humana.



En cuanto a la función del músculo, sencillo o doble, hay que considerar la referida a la extremidad, bajar el muñón; la referida al cuello, inclinarlo; y la referida a la caja torácica, ensancharla, actuando por tanto como músculo inspirador. Además, como función pasiva, su contribución a la unión de la cintura al raquis y tórax.

En este sentido, el *serratus anterior* s.s. ("serrato mayor" o "serrato ventral" de la nomenclatura veterinaria) es el principal elemento de unión de la cintura al tórax. En su disposición típica (*Equus*, *Bos*,...) la *pars cervicis* es gruesa y casi enteramente carnosa, pero la cara superficial de la *pars thoracis* presenta una gruesa capa tendinosa que constituye un potente tirante, capaz de sostener el tronco en estación cuadrúpeda con el músculo relajado.

Entre las variantes de interés para este trabajo, hay que considerar la división en dos que se da en los Xenartros; la desaparición de la porción cervical en los Bradipódidos, y la subdivisión en éstos del *serratus anterior* en dos partes, *pars anterior* y *pars posterior*; y la diversa disposición en Primates: Platyrrinos y Cinomorfos presentan la disposición primitiva, con origen en parte de las vértebras cervicales, mientras que Lemuriformes y Antropomorfos presentan el músculo dividido, y en Antropomorfos y Hombre su origen se extiende hasta el atlas.

En cuanto a la inserción, aparte de la típica indicada, hay que señalar que puede darse una inserción del *levator scapulae dorsalis* común con el *rhomboideus pars occipitalis*, como se indicó a propósito de este músculo, o incluso realizarse en el labio dorsal de la escápula.

Es muy demostrativa la disposición de las inserciones en el borde vertebral de la escápula humana: el labio ventral está totalmente ocupado por el serrato mayor, con dos ensanchamientos angulares; y en el labio dorsal se insertan, uno a continuación del otro, el angular del omóplato y el romboides.

El angular, que es el *levator scapulae dorsalis*, se inserta en el borde correspondiente a la fosa supraespinosa, mucho menos desarrollada que en los escelidoterios; y el *rhomboideus cervicis* y *rh. dorsi* (nuestros "romboides menor" y "mayor") lo hacen en el comienzo de la espina y en todo el extenso borde de la fosa infraespinosa. Es decir, la inserción del *levator scapulae dorsalis* en el labio dorsal es doblada totalmente por la inserción del serrato en el labio ventral. Por lo tanto, en este caso resulta engañoso el ensanchamiento anterior del *serratus*

*anterior s.s.*, que parece ser el ensanchamiento característico del *serratus anterior s. l.*, el cual correspondería al potencial *levator scapulae dorsalis*; éste sí existe, pero ha desplazado su inserción al labio dorsal.

---

En los escelidoterios, las zonas de origen e inserción de este músculo complejo presentan rasgos muy peculiares. Se consideran los rasgos de la región cervical; del tórax; y de la escápula.

1.- Las vértebras cervicales anteriores son más bien débiles, pero el axis está muy desarrollado. Esta tendencia evolutiva se extrema en otros Xenartros, que presentan un característico hueso mesocervical. Aunque en los escelidoterios no hay fusión del axis y primeras cervicales, sí hay una clara preponderancia del primero, que debía ir acompañada de un desplazamiento hacia él de algunas de las funciones de las cervicales.

2.- En cuanto al tórax, está constituido en los escelidoterios por dos partes claramente diferenciables: parte anterior, en forma de sólida placa torácica, con muy poco movimiento relativo entre sus piezas; y parte posterior, con amplia separación entre los extremos costales y entre las propias costillas, a partir de la 8ª, en un amplio trayecto. Con esta disposición, la parte anterior tenía fundamentalmente misión estática, especialmente de apoyo a músculos de la extremidad, cuello y cabeza; mientras que la parte posterior realizaba los movimientos respiratorios.

3.- Finalmente, la escápula de los escelidoterios, en el ángulo posterior de la cara ventral, presenta una amplia área de inserción muscular, bien distinta de la del subescapular. A continuación, en todo el borde vertebral, el labio ventral es estrecho; sólo podría prestar inserción a un músculo delgado, si existía. Hacia el ángulo superior no existe un área semejante, pero hay un cierto ensanchamiento del labio, que permitiría una mejor inserción. Además, ese ensanchamiento del labio ventral se continúa por el borde y acaba en el labio dorsal, al comienzo del tramo recto del borde craneal. Forma una banda alabeada que rodea al borde, alargada en sentido vertebral-coracoidal.

Con todos estos datos, podemos indicar las características de este complejo muscular en los escelidoterios:

1.- El *serratus anterior s. l.* presentaba probablemente la disposición típica mammaliana, con dos ensanchamientos angulares y un

estrechamiento intermedio. Ahora bien, este estrechamiento debía ser muy acusado, y es posible también que el músculo estuviese dividido.

2.- El *serratus anterior* s. s. estaba bien desarrollado. Su función respiratoria sería irrelevante. Quedaba fundamentalmente al servicio de la extremidad, con función activa (desplazar el ángulo posterior de la escápula en sentido ventral-craneal), y pasiva, de unión de la cintura al tórax, siendo ésta su función más importante.

3.- El *levator scapulae dorsalis* no estaba tan desarrollado como el *serratus* s.s. Debía estar bien individualizado respecto al *serratus* s.s., quizás independiente. Su origen se extendería hasta el axis. Su función sería adelantar el muñón, o doblar e inclinar el cuello, según estuviese fijo el origen o la inserción.

---

### SUBCLAVIUS y COSTO-SCAPULARIS

El componente somítico infrazonal tiene como misión la unión de la cintura a la primera costilla y esternón. Los dos músculos que lo integran son poco importantes, a menudo poco diferenciables.

En su función estática, de unión, estos músculos pueden estar sustituidos por un ligamento. Su función activa, poco importante, es acercar el muñón al esternón, es decir, moverlo en sentido ventral-caudal.

Aparte de sus variantes en los mamíferos aclaviculados, puede faltar el *costo-scapularis* en algunos mamíferos claviculados, como es el caso de los Primates. Es demostrativo que en el Hombre, excepcionalmente, puede faltar el subclavio, pero en este caso existe un músculo mayor desde la primera costilla o el esternón hasta el borde superior del omóplato, el esterno-condro-escapular.

En algunos *Soricoidea* cavadores, este componente infrazonal se desarrolla mucho, conservando su misión de unión cintura-tórax.

---

En los escelidoterios nos encontramos con una extremidad muy desarrollada, y con un anillo esternón-1ª costilla-columna, de gran fortaleza. Hay que contar con una unión resistente de la cintura con ese anillo. Ciertamente existe una clavícula bien desarrollada, pero no tanto

como en otros gravígrados (*Megatherium*), que presenta una necesidad de unión semejante. Hay que suponer, por tanto, que la unión muscular tenía que ser notable, como complementaria de la clavicular. A esta unión contribuyen otros músculos, pero de modo específico la realiza el componente somítico infrazonal.

El *subclavius* presenta en los escelidoterios un origen esternal típico, en el manubrio; su inserción clavicular está muy marcada. El músculo quedaría casi paralelo a la clavícula, mecánicamente como una segunda clavícula, quizás con un componente tendinoso más o menos importante.

El *costo-scapularis* también reforzaría la unión zonal.

Ahora bien, la principal función de estos músculos era pasiva. Su contribución a los movimientos del aparato locomotor debía ser muy secundaria, y no será considerada en este trabajo.

---

### *LATISSIMUS DORSI* y *DORSO-EPITROCHLEARIS*

El "dorsal ancho" es un músculo muy constante, siempre muy importante en el movimiento del miembro. El *dorso-epitrochlearis* es más variable, y de poca importancia en el movimiento.

El origen del complejo se sitúa en las últimas vértebras dorsales, las últimas costillas, y la fascia dorso-lumbar, típicamente. Se inserta en la diáfisis del húmero, en el labio interno de la corredera bicipital: éste es el *latissimus dorsi*. De su borde axilar se destaca una cinta muscular, que corre juntamente con el *triceps*, y se inserta en la epitróclea o en el olécranon: es el *dorso-epitrochlearis*.

El dorsal ancho puede extender su origen hasta el sacro y cresta ilíaca, como ocurre en el Hombre.

En la inserción, puede cruzar sus fibras en la parte tendinosa a partir de la axila, de modo que en la banda de inserción humeral las fibras superiores del tendón corresponden a las fibras musculares inferiores, y las inferiores a las superiores, rodeando al redondo mayor.

La fusión de los tendones de inserción del *latissimus dorsi* y del *teres maior* es constante en muchos Órdenes, pero variable en otros,

entre ellos en los Desdentados y Primates, sin que sea posible correlacionar su disposición con adaptaciones determinadas.

La función de este músculo es muy variada. En efecto, su contracción acorta la distancia entre el canal bicipital y el tronco, con lo cual el músculo realiza estas acciones:

a) si el tronco está fijo, desplaza el húmero (y, por consiguiente, el miembro) en sentido posterior y, además, el húmero tiende a rotar, ya que se tiende a llevar el canal bicipital a la posición del borde interno.

b) si el miembro está fijo, desplaza el tronco en sentido anterior, con importante participación en la marcha y carrera cuadrúpedas, y en la acción trepadora, cavadora y nadadora.

c) si esta acción es poco intensa, sólo desplaza las costillas, actuando como músculo inspirador.

d) si el miembro está extendido, tiende a desplazarlo también en sentido mesial, es decir, a moverlo en sentido mesial-posterior. Este movimiento es importante en los mamíferos claviculados en general, y en particular en la adaptación trepadora, cavadora y nadadora.

---

El esqueleto de los escelidoterios nos proporciona datos significativos para la interpretación de este complejo muscular.

En cuanto a su origen, anteriormente se han señalado las características del tronco y de las costillas.

En cuanto a la inserción, es muy notable la inserción humeral del *latissimos dorsi*. Junto con la del *teres maior*, forma un área de inserción no muy alargada, que se sitúa en la mitad proximal de la diáfisis. Se advierte bien que el área está formada por dos superficies de inserción distintas, aunque próximas, separadas por un estrecho canal. Son dos facetas de inserción rugosas, muy señaladas, que debían corresponder a dos músculos muy potentes.

Ahora bien, el rasgo más característico de esta inserción en los escelidoterios es que se ha desplazado desde el borde del canal bicipital a la cara posterior de la diáfisis, junto al borde interno, incluso haciendo saliente en él. Este desplazamiento hace que, en la contracción muscular,

las fibras del tendón se orienten desde su origen en el sentido de la tensión, sin tener que rodear el borde interno.

Además, esto no conlleva la pérdida de la función rotacional del músculo, ya que el ensanchamiento del hueso aumenta la distancia entre el eje y el borde interno, que es el brazo de palanca para aplicar la fuerza que hace rotar el húmero.

Con la interpretación de estos datos se llega a estas conclusiones:

1.- En relación con el *dorso-epitrochlearis*, es claro que el gran desarrollo óseo de ambas posibles zonas de inserción (saliente interno epitrocleo y región olecraneana), junto con el volumen del tronco, permiten la presencia de un dorso-epitrocLEAR o un dorso-olecraneano en cualquier grado de desarrollo. La Anatomía Comparada no nos proporciona una orientación decisiva, dada la variabilidad del músculo en los Mamíferos.

Ahora bien, el *dorso-epitrochlearis*, en su doble inserción posible, resulta complementario del sistema *latissimus dorsi-teres maior* en un caso, o del *triceps* en el otro, músculos todos muy desarrollados en los escelidoterios, suficientes para asegurar su función específica.

Por lo tanto, este estudio no puede decidirse por su ausencia o presencia; en caso de existir, su función locomotora sería secundaria, aunque en sí misma podía ser considerable.

2.- El *latissimus dorsi* estaba muy desarrollado. Sobre la extensión de su origen, es claro que las vértebras dorsales y las costillas, quizás de la 8ª a la 16ª, proporcionan área de origen suficiente para un amplio músculo. No es necesario, por tanto, atribuirle además un origen lumbo-sacro.

3.- La inserción humeral, muy marcada, es poco alargada, y no muy extensa. Debía corresponder a un tendón potente, sin fibras musculares desde un cierto trayecto antes de la inserción.

4.- En un tendón tan poco ancho, resulta irrelevante el posible cruce de las fibras en la inserción.

5.- No resulta gratuito suponer una subdivisión en fascículos del músculo, como se da en otros músculos del miembro, lo que aumentaría su eficacia funcional. La individualización de estos haces se produciría a

partir de un cierto número de cabezas costales, durante un trayecto quizás considerable.

6.- La acción rotatoria del músculo hubiese sido más intensa si, además de aplanarse el hueso, se hubiese mantenido la inserción en el borde del canal bicipital, ya que el brazo de palanca sería más largo, al verse aumentado, al menos, en el grosor del tendón al rodear el borde interno del hueso. Por el contrario, la acción rotatoria sería menos intensa si la inserción se hubiese desplazado aún más hacia el eje del hueso en la cara posterior.

Por lo tanto, se puede decir que la particular disposición de la inserción en la cara posterior, junto al borde interno, favorece la acción principal del músculo, de mover el miembro aproximadamente en el plano sagital, y mantiene además la eficiencia de la acción rotatoria.

---

### TERES MAIOR

En su disposición típica mammaliana, el "redondo mayor" se origina en el borde axilar del omóplato a partir del ángulo posterior, hasta la mitad del borde, como máximo, y en el flanco axilar del *subscapularis*; va paralelo al borde craneal del *latissimus dorsi*; y se inserta en la labio interno de la corredera bicipital, fusionado su tendón con el del *latissimus dorsi*, o bien contiguo a éste por su parte interna. Es un músculo muy constante en los Mamíferos.

Se puede citar, entre las variantes que puedan servir de referencia para este estudio, la importancia del músculo en los mamíferos nadadores, y la correlativa formación en éstos de la espina secundaria del omóplato.

En cuanto a la adaptación cavadora, que se ha considerado repetidas veces, cabe citar el diverso destino del músculo en las dos familias cavadoras de los Insectívoros, con dos tipos diferentes de adaptación. En efecto, en la adaptación de los Tálpidos, que afecta fundamentalmente a los movimientos del estilopodio respecto a la cintura, el redondo mayor se convierte en el músculo más importante; mientras que en la adaptación de los Crisoclóridos, que afecta sobre todo a los movimientos del zeugopodio, resulta uno de los músculos más reducidos.

La relación en el origen con el *subscapularis* puede perderse. Esto ocurre generalmente cuando existe una espina secundaria de la escápula, y a veces también cuando no existe, como en el hombre: el origen se desplaza a la cara dorsal, a partir del borde axilar, y hasta la espina secundaria, si existe; siempre en un cierto trayecto a partir del ángulo posterior. En estos casos, se puede establecer una relación en el origen con el *infraspinatus*.

En cuanto a la acción del músculo, puede ser considerada en general como complementaria de la del *latissimus dorsi*, excepto como músculo inspirador. En efecto, la inserción viene a ser común y la orientación de ambos músculos viene a ser paralela en general, por lo que realizan una acción semejante. Así es en la acción de aproximar el miembro al tronco, tanto en el movimiento en sentido posterior como en el de rotación.

Ahora bien, en la acción de aproximar el tronco al miembro hay una mayor diferencia, por la diversidad del origen en ambos músculos. El redondo mayor, primariamente, aproxima al húmero el ángulo posterior de la escápula, desplazándolo en sentido ventral-anterior, con lo que tiende a producir un giro en el muñón. Para que esta acción resulte eficaz para la marcha es necesario que la escápula esté fija, es decir, que actúen simultáneamente con el redondo mayor los músculos que fijan la escápula.

---

La interpretación de este músculo en los escelidoterios no presenta dificultad. El área de origen, extensa, rugosa, ocupa la zona ensanchada de la cara dorsal, junto al ángulo posterior, en una escápula que tiene reforzada su resistencia por una espina secundaria bien desarrollada; el área se sitúa entre la espina y el borde axilar. No debía tener relación en el origen con el *subscapularis*; seguramente la tendría con el *infraspinatus*, en la espina secundaria.

La inserción, muy notable, es contigua a la del *latissimus dorsi*, desplazada también a la cara posterior del húmero, junto al borde interno.

Por tanto, todos los datos coinciden en indicar el notable desarrollo de este músculo.

---



### SUBSCAPULARIS:

Músculo siempre importante, tiene su origen en la mayor parte de la fosa subescapular; sus fibras convergen en un tendón que se inserta en la pequeña tuberosidad del húmero. Por lo tanto, tiene forma en abanico, más o menos abierto según sea el alargamiento de la escápula.

Es un músculo muy constante en los Mamíferos, con escasas variantes, en general. Como referencia para este estudio, se puede citar su hipertrofia como adaptación al vuelo (Dermópteros, Quirópteros); y su subdivisión multífida, que puede diferenciarlo en varios haces (muchos Carnívoros y Artiodáctilos), hasta independizarse el primero de ellos como músculo independiente en algunos Pinnípedos.

Su función es triple, y se puede decir que se va ejerciendo de manera sucesiva:

En primer lugar, aplica la cabeza del húmero a la cavidad glenoidea. Esta acción la realizan también los músculos escapulares que se insertan en la tuberosidad mayor (*supraspinatus*, *infraspinatus*, *teres minor*). Todos estos músculos actúan como ligamento activo de la articulación humeral.

En segundo lugar, el músculo tiende a imprimir una rotación en sentido interno a la cabeza del húmero. En esta acción es antagonista de los músculos de la tuberosidad mayor; y esta acción es complementada, a otro nivel del hueso, por el conjunto *latissimus dorsi-teres maior*.

En tercer lugar, el músculo actúa como adductor del miembro, acercándolo al tronco; en general, tiende a desplazarlo en sentido mesial-posterior. En esta acción es complementario también del conjunto *latissimus dorsi-teres maior*.

De la estructura de la extremidad proximal del húmero, y de la acción de los diversos músculos antagonistas y complementarios, depende cuál de estas tres acciones sea la preponderante. En el caso del hombre, se considera principal la función de rotación, a pesar del poco resalte de la pequeña tuberosidad.

---

En los escelidoterios, las zonas de origen e inserción del *subscapularis* son muy notables. La extensa cara ventral de la escápula presenta bordes rugosos, y numerosas crestas convergentes por delante de la cavidad glenoidea. La tuberosidad menor se destaca mucho del

hueso, y se trunca por una extensa y rugosa superficie de inserción muscular.

Con estos datos, la interpretación de este músculo en los escelidoterios no ofrece dificultad: presenta una amplia área de situación; un origen extenso y bien marcado; subdivisión en fascículos; y una señalada inserción. Es decir, presenta reunidos todos los caracteres que, por separado, indican un desarrollo notable de este músculo. Sin duda era extenso y voluminoso, y veía aumentada su eficacia por su subdivisión en haces, y por el alargamiento del brazo de palanca que prestaba una tuberosidad robusta y destacada de la cabeza humeral.

No parece que se pueda hablar de hipertrofia en sentido estricto, pero sí de uno de los ejemplos de mayor desarrollo de este músculo en los mamíferos.

En cuanto a la función, todo indica que era la típica, con las tres acciones señaladas.

### DELTOIDEUS

El deltoides es el mayor de los músculos del hombro. Dividido en su origen en tres partes (clavicular, acromial, espinal), se inserta en la impresión deltoidea de la diáfisis humeral. Viene a resultar, en su estructura más característica, un sector de cono hueco, con base clavículo-escapular y vértice humeral, que recubre todo el hombro. La impresión deltoidea típica tiene forma de V, cuyo lado interno es el borde externo de la corredera bicipital, denominado "cresta delto-pectoral" por sus inserciones musculares.

Esta disposición básica sufre importantes variaciones en muchos Mamíferos. Este estudio no considera, ya que no es el caso de los escelidoterios, las variaciones del deltoides en los mamíferos aclaviculados. En los claviculados hay ejemplos de todos los casos posibles en la individualización o fusión de los tres fascículos típicos, y muchas formas de relación con los pectorales.

Se admite como primitiva la existencia de los tres fascículos independientes, pero hay excepciones, como es el caso de los Primates: hay tres fascículos en Lemúridos y Hapálidos, y un solo músculo en Simios y Hombre, pero también en *Daubentonina*.

En los Tálpidos, la emigración hacia la clavícula del *acromio-deltoides* es correlativa a la adaptación cavadora. Este fascículo presenta su máximo desarrollo en los Dermópteros, Quirópteros y Primates.

En cuanto a su función, es un músculo elevador y abductor del brazo. Ahora bien, estas importantes acciones tienen características especiales según la disposición de los elementos esqueléticos.

Por "elevar" se entiende mover el brazo en sentido dorsal. La elevación suele tener un límite en la amplitud de la articulación glenoidea. A veces el saliente acromial hace de tope; en el caso del hombre, este tope impide la elevación del brazo por encima de la horizontal, en estación bípeda; se consigue sobrepasar ese nivel con la rotación del muñón.

La "abducción" es muy variable, como cabría esperar en un músculo complejo y extenso, que se dispone frecuentemente a uno y otro lado del plano frontal del cuerpo, con una parte dorsal y otra ventral. La parte dorsal sí es abductora, además de desplazar el miembro hacia atrás. La parte ventral suele desplazar el miembro hacia adelante, con poca o nula función abductora, o con función adductora, según los casos. La acción conjunta de los tres componentes es la que se considera abductora y elevadora.

---

En los escelidoterios, el origen del deltoides se sitúa en un amplio arco espina-acromion-clavícula, más bien un ángulo de vértice poco marcado, en el acromion, y lados desiguales, mayor el espinal y menor el clavicular. No se advierte ninguna discontinuidad en este amplio origen, excepto la obligada presencia de la articulación acromial. Esta discontinuidad no es significativa por sí misma, ya que no es obstáculo para la existencia de un deltoides único.

La inserción se realiza en el tubérculo deltoideo de la parte anterior de la diáfisis humeral, extenso y prominente. En él se marcan bien tres crestas en sentido proximal-distal, más señaladas en la parte distal, desde el centro de la diáfisis hasta el borde anterior-interno del canal de torsión. Estas tres crestas parecen corresponder a las inserciones de las tres partes típicas del músculo: está bien destacada la cresta clavicular, y más próximas las crestas acromial y espinal, bien individualizada la acromial, más extensa la espinal.

Estas crestas se encuentran al mismo nivel que la cresta de inserción del *pectoralis maior*, como se explicará en el estudio de este músculo.

De acuerdo con estos datos, el *deltoideus* de los esclidoterios tendría estas características:

- 1.- La inserción sugiere una independencia de la parte clavicular, que podría haberse iniciado ya en el origen.
- 2.- La inserción sugiere también una independencia de las partes acromial y espinal, pero la separación se produciría a una cierta distancia del origen, que sería continuo.
- 3.- Por lo tanto, parece preferible atribuir a los esclidoterios un *deltoideus* dividido, pero sin una acusada independencia entre sus componentes.
- 4.- La función del músculo sería la típica mammaliana, según las consideraciones que se han hecho en el estudio del *trapezius*.
- 5.- Es patente la importancia de este músculo en los esclidoterios.

---

#### TERES MINOR

El "redondo menor" es un músculo relativamente pequeño, con frecuencia asociado funcionalmente con el infraespinoso, asociación que puede llegar a la fusión anatómica. Se origina en el borde axilar del omóplato, y muchas veces también en el septo que lo separa del infraespinoso y del redondo mayor; y se inserta en la tuberosidad mayor del húmero, junto al infraespinoso.

La importancia relativa de este músculo decrece con el desarrollo ontogénico individual, y también frecuentemente con el desarrollo filogenético, de modo que en diversos Órdenes los géneros más primitivos lo presentan más desarrollado que los más evolucionados.

Es interesante la anatomía comparada de los tres músculos típicos que relacionan la fosa infraespinosa y su contorno con el húmero (*infraspinatus*, fascículo *scapulo-deltoideus*, *teres minor*), sobre todo

cuando alguno de ellos falta o parece faltar; esto es excepcional en los Desdentados, que presentan generalmente los tres músculos.

---

En los escelidoterios, todos los datos indican que el *teres minor* estaba muy desarrollado. En efecto, la espina secundaria es muy rugosa en su mitad glenoidea, con lo que la espina y el borde axilar de la escápula proporcionan un extenso origen para este músculo. Más notable aún es la inserción en el saliente interno humeral, con una amplia carilla que forma un cierto ángulo con la del infraespinoso. Todo ello indica un músculo bien desarrollado, e independiente del infraespinoso en su parte final, aunque podía existir una línea común de origen a lo largo de la espina secundaria.

La única dificultad en la interpretación procede, precisamente, de la gran extensión de la inserción humeral. Parece que esta inserción debería corresponder a un músculo muy grande, lo cual sería excepcional en un *teres minor*.

Sin embargo, hay que tener en cuenta que, en general, no es exacta la correlación entre la extensión de la inserción y el volumen de los músculos correspondientes. Además, en el caso de este músculo, se da la coincidencia de que en el hombre las inserciones de la tuberosidad mayor son semejantes a las de los escelidoterios y, más en concreto, la carilla del redondo menor es incluso mayor que la del infraespinoso, a pesar de ser un músculo mucho menor.

Por lo tanto, no hay que suponer un desarrollo excepcional al *teres minor* de los escelidoterios; sí es patente que el músculo estaba bien desarrollado.

En cuanto a la función del músculo en los escelidoterios, resulta semejante a la del *infraspinatus*, como es norma en los Mamíferos. En efecto, la fosa infraespinosa es bastante alargada en los escelidoterios, con lo que el *teres minor*, situado a lo largo de su borde inferior, presenta sus fibras sensiblemente paralelas a las de la mayor parte del *infraspinatus*, y poco oblicuas a las de la parte de éste próxima a la espina. La inserción, contigua, no cambia la orientación de las fibras, con lo que vienen a ser dos músculos paralelos, de acción complementaria.

Sin embargo, hay algunas diferencias entre estos dos músculos en los escelidoterios, que pueden ser significativas. La principal es la diferencia de longitud de sus fibras. Esto es patente observando el origen

escapular, mucho más próximo a la cavidad glenoidea en el caso del *teres minor*. Desde luego, hay que tener en cuenta que el origen del músculo podía extenderse algo hacia el ángulo posterior, por los septos intermusculares con el *infraspinatus* y con el *teres maior*, pero de todas formas sus fibras resultan notablemente más cortas.

La inserción es sólo un poco más externa que la del *infraspinatus*, pero se trata de un aumento del brazo de palanca en la acción rotatoria del músculo. Además, la inserción es más distal, con lo que crece también la eficacia de la rotación, al ser el músculo menos oblicuo al eje del húmero.

Finalmente, hay una diferencia apreciable en la inervación de ambos músculos: los *spinati* están inervados por el supraescapular, una de las ramas del plexo braquial, mientras el *teres minor* lo está por el circunflejo, una rama distinta del mismo plexo. Una diferencia en la inervación facilita la acción diferencial de un músculo respecto a otro, con el cual esté más o menos relacionado.

En conclusión, parece que el *teres minor* podía ser el responsable de la rotación del miembro en sentido externo hasta una cierta intensidad, en la que se requiriese la intervención del *infraspinatus* o, en un grado superior, la del *supraspinatus*. Esta cierta independencia estaría de acuerdo con el mayor desarrollo relativo del músculo.

---

### TRICEPS BRACHII

Se designa con este nombre a un músculo triple en su origen y único en su inserción, situado en la parte posterior del brazo, y que actúa como extensor del antebrazo. Dado que este movimiento es muy importante en los mamíferos cuadrúpedos típicos, el triceps braquial está en ellos muy desarrollado.

Su origen es triple: un fascículo escapular, el *triceps caput longum*, el más voluminoso, que se origina en el borde axilar del omóplato; un fascículo humeral externo, el *triceps caput laterale*, que se origina en la mitad superior de la diáfisis humeral y en el cuello anatómico; y un fascículo humeral interno, el *triceps caput mediale*, menos importante que los anteriores, que se origina también en la cara posterior de la diáfisis humeral, generalmente en su tercio distal.

Su inserción típica es sencilla, por el potente tendón tricipital del extremo del olécranon. Puede suceder que el componente interno tenga inserción independiente, contigua a la de los otros componentes.

Músculo muy constante en los Mamíferos, tanto en sus características anatómicas como en su función, presenta no obstante variantes que afectan sobre todo a la importancia relativa de sus componentes y a la presencia de más de tres cabezas de origen, por desdoble de alguna de ellas o por incorporación de alguna nueva. En relación con este estudio, se citará solamente que el *triceps caput longum* tiene dos fascículos de origen en los *Loricata* y los *Vermilingua*.

---

Los escelidoterios presentan varios rasgos bien definidos en relación con este músculo complejo: en relación con su origen, con su disposición y con su inserción.

1.- El origen escapular está muy marcado, en el sitio típico para los mamíferos. Es un tubérculo extenso y prominente, rugoso, que se destaca al comienzo del borde axilar, zona en la que el hueso es bastante grueso; sin duda, podía ofrecer inserción a un tendón muy potente. La estructura del borde axilar de la escápula en los escelidoterios es semejante a la de los *Loricata*.

2.- El origen humeral para el *triceps caput laterale* es extenso, gracias al ensanchamiento de la extremidad proximal y de la diáfisis, que presenta una amplia superficie posterior bastante plana, con varias crestas de inserción bien señaladas.

3.- El origen humeral del *triceps caput mediale* se ha situado junto al ángulo posterior-interno de la paleta humeral, bastante desplazado del eje del hueso; este ángulo es parte, morfológicamente, de la diáfisis.

4.- El olécranon de los escelidoterios es grande y robusto, con una extensa área de inserción terminal. Esta área no es uniforme, pero tampoco presenta una clara diferenciación que se pueda interpretar como una inserción contigua.

5.- En cuanto al espacio para disponerse el músculo, baste decir que es muy amplio, dado el ensanchamiento del húmero y el saliente del olécranon.

La interpretación básica de este músculo en los escelidoterios no presenta dificultad: era un músculo muy potente y bien diferenciado. El *tr. caput longum*, en concreto, debía estar muy desarrollado, en correspondencia con el origen y la inserción tan marcados. Lo mismo se puede decir del *tr. caput laterale*. En cuanto al *tr. caput mediale*, se le atribuye en este trabajo el origen normal mammaliano, menos marcado que el de los otros fascículos, y más próximo al olécranon; esto implica un menor desarrollo del fascículo.

El definir la diferenciación del músculo sí presenta dificultad, precisamente por la extensión de las áreas de origen e inserción y por la amplitud del espacio para la disposición de los fascículos sin interferirse, circunstancias que son compatibles con cualquier tipo de diferenciación. Se han considerado varias posibles disposiciones, con estas conclusiones:

1.- No parece probable que el *tr. caput longum* tuviese un origen doble; el típico es más que suficiente para un gran fascículo.

2.- El *tr. caput laterale* sí podía estar diferenciado en su origen, dada la amplitud y la diversidad de las crestas, pero tampoco parece probable que formasen verdaderas cabezas distintas; más bien estos orígenes se unirían enseguida en un solo músculo, de origen extenso.

3.- El *tr. caput longum* y el *tr. caput laterale* quedarían con un pequeño ángulo entre ellos, el segundo en posición algo anterior y algo externa respecto al primero.

4.- El *tr. caput mediale*, más corto, quedaría en posición bastante oblicua respecto a los otros fascículos. Su tendón se apartaría pronto del común, por el diferente ángulo con que actúa.

En cuanto a la función del músculo es la típica mammaliana, la extensión del antebrazo, pero presenta una característica importante, en relación con la disposición sucesiva del origen de los tres fascículos en sentido proximal-distal, y con el alargamiento del olécranon. En efecto, al aproximarse el extremo del olécranon a la paleta humeral, se modifica mucho el ángulo con que actúan los tres fascículos, con lo cual disminuye apreciablemente la eficacia para la flexión del *tr. caput longum*; disminuye menos la eficacia del *tr. caput laterale*; y aumenta la del *tr. caput mediale*. Este componente, por lo tanto, no necesita ser muy potente para ser eficaz, ya que actúa con ángulo más favorable.



Con esta interpretación, la disposición de este músculo en los esclidoterios resulta un buen ejemplo de la diferenciación funcional que suele acompañar a la diferenciación anatómica.

En resumen, el triceps de los esclidoterios era un músculo muy potente y muy diferenciado, que aseguraba la extensión del antebrazo, y mantenía la eficacia de esta función en cualquier posición.

---

PECTORALIS SUPERFICIALIS (= PECTORALIS MAIOR)

El grupo pectoral plantea uno de los problemas más complejos de la Miología Comparada en los Mamíferos. Forman el grupo un componente cutáneo, el *humero-abdominalis*, y dos componentes esqueléticos, uno superficial y otro profundo. Estos componentes se combinan en formas muy diversas, cuyas homologías aún no han sido establecidas. Es obvio que este trabajo no puede aportar nada a la solución de este problema.

Por otra parte, este grupo pectoral es siempre importante en la motilidad del miembro. Se intentará deducir las características de los componentes esqueléticos pectorales en los esclidoterios, tomando como referencia el caso de los mamíferos claviculados, ya que en los aclaviculados estos músculos experimentan otro tipo de adaptaciones.

Aunque este trabajo se ocupe sólo de los dos músculos esqueléticos, esto no significa que no considere importante el componente cutáneo; lo sería, sin duda, en los esclidoterios, provistos de una piel muy notable.

---

El componente superficial es el más importante del grupo pectoral en los mamíferos claviculados. Es un amplio músculo en abanico en el que se distinguen tres partes por su origen: *pectoralis pars clavicularis*, con origen en la clavícula y manubrio esternal; *pectoralis pars sterno-costalis*, con origen en el esternón y algunos cartílagos costales; y *pectoralis pars abdominalis*, con origen en algunos cartílagos costales y en la aponeurosis del oblicuo mayor del abdomen.

Las fibras procedentes de este extenso arco de origen convergen en abanico, y se insertan en la cresta deltoidea humeral por un único tendón que toma en los Mamíferos una disposición notable. En efecto, el tendón es una lámina que se dobla en U abierta hacia la cabeza del húmero; aproximadamente la mitad de las fibras musculares, las

anteriores, se insertan sobre la rama anterior de la U, conservando su secuencia de origen; pero las fibras posteriores se van insertando, según la misma secuencia, en la continuación de la U hacia arriba por su rama interna, de modo que las últimas fibras son las de inserción más proximal.

Generalmente, la separación de las ramas de la U es completa en las fibras carnosas próximas al húmero; las ramas se aproximan y se van fundiendo en la parte tendinosa; y suelen estar fundidas en la inserción. Esta se hace en una banda alargada en el labio externo de la corredera bicipital, sobre la rama interna de la V deltoidea, que es la cresta deltopectoral.

La función primaria del músculo consiste en aproximar el húmero al plano sagital, con lo que se pueden originar tres acciones o tres grupos de acciones:

a) si el tronco está fijo, se aproxima el miembro al plano sagital, a partir de la articulación húmero-escapular. Normalmente, también se adelanta algo el miembro, por la acción del componente clavicular. Cuando está libre la extremidad anterior (postura bípeda, adaptación prensora, cavadora), este movimiento es muy importante.

b) si el húmero está fijo, se desplaza primero el tórax, con lo que se dilata la caja torácica, y el músculo actúa como inspirador.

c) si continúa la contracción, se desplaza el tronco hacia el húmero. Este desplazamiento es importante en la locomoción terrestre y en la acción trepadora.

La importancia de estas acciones justifica el desarrollo que suele tener este músculo en los mamíferos claviculados.

---

Varios rasgos de los escelidoterios nos orientan sobre las características de este músculo.

En la clavícula es apreciable la inserción del músculo, bastante extensa; la primera pieza esternal es muy robusta. Ambos huesos podían servir de origen a una *pars clavicularis* bien desarrollada.

Se ha descrito su tórax, ancho y largo, terminado anteriormente por una estructura bastante rígida, como una "placa torácica". Esta placa podía ser origen de una *pars sterno-costalis* con cualquier grado de desarrollo.

En cuanto al resto del tórax, forma un ángulo pronunciado con esta placa, y se prolonga bastante en forma casi cilíndrica. Con esta estructura, resultaría excepcional que la *pars abdominalis* extendiese su origen hasta la aponeurosis del oblicuo mayor; debía limitarse a la parte costal que une la placa torácica con la parte más ensanchada. Esta región costal es suficiente para una amplia inserción.

Por lo tanto, la interpretación de los caracteres del origen del músculo no presenta especial dificultad. Tampoco la presentan los caracteres de la inserción humeral considerada independientemente, pero su relación con la corredera bicipital y con la inserción del *pectoralis minor* no resultan tan claras.

En la diáfisis de los esclidoterios está muy marcado el tubérculo deltoideo, pero no la corredera bicipital. En concreto, su labio externo o cresta delto-pectoral apenas es reconocible, excepto en la inserción del *pectoralis maior*, que se sitúa en el tramo distal del labio. Esta estructura es característica de los esclidoterios, tanto de las formas de *Scelidothorium* como de las formas de *Scelidodon*, a diferencia de otros gravígrados, que presentan una marcada cresta continua desde el saliente externo al tubérculo deltoideo. Sin embargo, se hizo notar anteriormente que *Sc. carlesi* presenta la cresta continua, aunque poco marcada.

Con esta estructura de la diáfisis de los esclidoterios, la inserción del pectoral mayor queda al mismo nivel distal que el tubérculo deltoideo, en cresta paralela a él, separada por un canal de superficie lisa. Por lo tanto, no es aplicable al labio externo de la corredera bicipital de los esclidoterios la denominación de "cresta delto-pectoral", ya que en él no se inserta el deltoides.

Con estas observaciones, podemos deducir las características del músculo en los esclidoterios:

1.- El origen, muy extenso, no muestra ningún rasgo relacionable con una especial separación de los componentes clavicular, esterno-costal y abdominal. El músculo debía ser prácticamente continuo.

2.- La inserción humeral resulta bastante normal, alargada, fuerte; las fibras terminales del músculo podían adoptar la forma en U característica.

3.- Ahora bien, esta inserción ocupa una posición muy distal en la diáfisis. Con ello aumenta considerablemente el brazo de palanca para la acción muscular, por lo que respecta a la Anatomía Funcional.

Además, esto implica una prolongación de la pared de la axila, con una disminución del tramo libre de la extremidad, aunque no de la motilidad de la misma. Esto ocurre en un miembro ya corto, más corto que el posterior; lo cual, unido al grosor del tronco, debía acrecentar el aspecto masivo de estos animales.

4.- Con el miembro fijo, la acción del músculo sería la normal en los mamíferos terrestres.

5.- La eficacia de la acción inspiradora debía ser moderada, por la rigidez de la placa torácica, aunque la orientación de la *pars sternocostalis* favorece la posible acción inspiradora.

6.- La función del músculo se ejercería plenamente con el miembro libre.

En efecto, la movilidad de la articulación húmero-escapular permite un desplazamiento máximo del húmero respecto al plano sagital y en sentido cefálico. En ese espacio se suceden las posiciones de máxima eficacia para los tres componentes, como se analizará en la Anatomía Funcional de la extremidad.

En resumen, el *pectoralis maior* era un músculo muy potente, responsable principal o colaborador de varios movimientos muy importantes del miembro libre.

---

#### PECTORALIS PROFUNDUS (= PECTORALIS MINOR)

La denominación de "pectoral menor", tomada de la anatomía humana, no es aplicable en su sentido semántico a la totalidad de los mamíferos, ya que este componente profundo del complejo somítico pectoral está generalmente más desarrollado que el superficial en los mamíferos aclaviculados.

En los mamíferos claviculados, como son los escelidoterios, el *pectoralis profundus* se origina en varias cabezas más o menos independientes, una por cada costilla o cartílago costal de un reducido número de ellas, de 3 a 5. Se inserta en la tuberosidad mayor del húmero.

Su acción es doble, motora e inspiradora: como músculo motor de la extremidad, acerca el miembro al tronco; considerado fijo el miembro, dilata el tórax. En ambos casos, su acción es secundaria, complementaria de la de otros músculos locomotores e inspiradores.

Como se ha dicho anteriormente, todo el complejo pectoral es muy variable y presenta, además, muchos problemas de interpretación, problemas que caen fuera de este estudio. Hay que citar, no obstante, una variante de interés: en Antropomorfos y Hombre, el *P. minor* se inserta en la apófisis coracoides, no en el húmero. En este caso, su acción sobre la extremidad tiende a desplazar el muñón en sentido ventral-caudal; y cobra mayor importancia la acción respiratoria.

---

En los escelidoterios, el *P. minor* tendría su origen en la placa torácica, cuyos caracteres se han señalado. En cuanto a la inserción, la tuberosidad mayor del húmero está muy desarrollada. Se ha situado la inserción del músculo en una área rugosa en la parte anterior de la tuberosidad, bien marcada, aunque poco extensa.

Con estos datos, la interpretación probable es que el músculo estaría poco desarrollado. Su eficacia inspiradora se vería limitada por la rigidez de la placa torácica. Su eficacia motora sobre el miembro tenía que ser pequeña, por el corto brazo de palanca con que actuaría, en llamativo contraste con el *pectoralis maior*. En suma, se trataría de un músculo pequeño y de escasa acción, complementaria de la de otros músculos bien desarrollados.

Por lo tanto, en la consideración de la Anatomía Funcional del aparato locomotor su importancia es muy secundaria.

---

SUPRASPINATUS y INFRASPINATUS

Estos dos músculos, de los más constantes en los mamíferos, ocupan las respectivas fosas en la cara dorsal de la escápula. Según el desarrollo de cada una de las fosas, el músculo que la ocupa tendrá una forma más o menos triangular o en abanico.

En los mamíferos con espina escapular bien desarrollada, como es el caso de los escelidoterios, es mayor el *supraspinatus*, como norma general (Desdentados, etc.), pero son excepción algunos importantes Órdenes (Primates).

El origen se sitúa, preferentemente, en las proximidades de los bordes craneal y vertebral, para las fibras más largas, las más eficientes en la acción locomotora; pero el origen se suele extender por toda la fosa. Frecuentemente cada músculo está compuesto de varios haces.

Cada músculo se inserta por un fuerte tendón en la tuberosidad mayor del húmero, uno a continuación del otro, situándose la inserción del *infraspinatus* en posición posterior respecto a la del *supraspinatus*.

En varios Órdenes muy distintos (Ungulados, Pinnípedos, Hiracoideos) se desdobra el tendón del *supraspinatus*, insertándose el más potente en la tuberosidad mayor, y el más débil en la tuberosidad menor.

Ambos músculos realizan, en general, una función similar. Ante todo, aplican la cabeza humeral a la cavidad glenoidea, actuando como ligamento activo de la articulación humeral; además, levantan el brazo, sumándose a la acción del deltoides. También pueden imprimir un cierto giro a la extremidad superior del húmero, dependiendo su sentido y amplitud de la forma de la tuberosidad, de la posición de las respectivas inserciones, y del ángulo del tendón.

En realidad, la única acción común constante es la de ligamento activo. En las demás acciones, es decisiva la forma de la tuberosidad mayor del húmero. Si ésta no es muy saliente (*Homo*), el *supraspinatus* es elevador del brazo, complementario del *deltoides* y, además, imprime un ligero giro al húmero, hacia adentro; mientras que el *infraspinatus*, con inserción más posterior y más baja, no puede elevar el brazo, sino hacerlo rotar, pero hacia afuera.

---

En los escelidoterios, la importancia de estos músculos se advierte desde una primera observación. En efecto, el *supraspinatus*

ocupa una extensa fosa, con marcadas rugosidades de inserción en la periferia. La propia fosa, además, está recorrida por crestas convergentes hacia la tuberosidad mayor, signo de la división en fascículos del músculo, con el consiguiente aumento en su eficiencia. La elevación de la espina y del puente espinal permiten que el músculo sea de notable grosor, es decir, muy voluminoso, dada su extensión. Finalmente, la marcada área de inserción extensa y rugosa, concuerda con los demás rasgos señalados en indicar la importancia del músculo. Por otra parte, ningún rasgo nos induce a atribuir una doble inserción a este músculo en los esclidoterios.

Semejantes características presenta el *infraspinatus*: ocupa una fosa bien marcada, profunda, también con inserciones periféricas y crestas longitudinales, aunque es de menor anchura que la fosa supraespinosa. La inserción, en la parte media de la tuberosidad, también es muy señalada.

Por lo tanto, todos los datos coinciden y se suman para señalar la importancia de estos músculos en los esclidoterios.

En cuanto a su función, nos la indica la estructura de la tuberosidad mayor y su situación respecto a la escápula. La tuberosidad se destaca del cóndilo articular en sentido externo, sin superarlo en altura. La inserción del *supraspinatus* ocupa el arco superior del saliente, y se extiende algo hacia la cara posterior y aún más hacia la anterior. Su acción, sin duda, era elevadora y abductora del brazo, es decir, complementaria de la del deltoides.

La inserción del *infraspinatus* se sitúa en la continuación de la del *supraspinatus* por la parte posterior, es decir, en una zona de la tuberosidad más saliente, más posterior y más baja que la del *supraspinatus*. Hay que remitirse, en este caso, a las consideraciones que se han hecho a propósito del *teres minor* y de sus relaciones con el *infraspinatus*. Por lo tanto, la acción específica del músculo era hacer rotar el miembro en sentido externo.

---

#### CORACO-BRACHIALIS

Tres fascículos distingue la Miología Comparada en este músculo complejo: un raro *coraco-brachialis superficialis*, de la apófisis coracoides a la epitróclea; un normal *coraco-brachialis medius*, único presente en muchos mamíferos, entre ellos la mayoría de los Xenartros, los

Antropomorfos y el Hombre; y un frecuente *coraco-brachialis brevis* o *profundus*, (Prosimios, Platyrrinos y Cinomorfos, entre otros), que puede ser único en ciertos casos de diversos Órdenes, entre ellos *Chlamydophorus* en los Xenartros.

El *coraco-brachialis medius* se origina en el extremo de la apófisis coracoides, más o menos asociado o unido al tendón corto del biceps, y se inserta en el tercio medio de la diáfisis humeral o en la mitad distal de la misma, entre el tubérculo deltoideo y la epitroclea. A veces el músculo se desdobra en la inserción, con una *pars longa* que se inserta en la epitroclea.

El *coraco-brachialis brevis* se origina en la cara ventral de la apófisis coracoides; rodea por detrás la pequeña tuberosidad humeral; y se inserta en la cresta lateral interna del cuello del húmero, entre el *subscapularis* y el *teres maior*.

Las variantes de este músculo complejo son innumerables, y no relacionables con la Sistemática ni con los tipos de adaptación; por lo tanto, de difícil estudio en las formas fósiles, al carecer de la segura referencia que presta la Anatomía Comparada.

En el hombre se han descrito, como haces supernumerarios, el "córaco-braquial largo" y el "córaco-braquial corto", correspondientes a los *coraco-brachialis superficialis* y *brevis*.

La función del músculo, en general, es adelantar el miembro y acercarlo al plano sagital.

En los escelidoterios, el origen del músculo es típico. Se sitúa en el destacado tubérculo, prominente en todo su contorno, de la región coracoidea. Este tubérculo proporciona una sólida base al tendón corto del bíceps y al del córaco-braquial, cualquiera que fuese su grado de fusión o independencia.

La inserción es muy notable, extensa y rugosa, en el borde y ángulo proximal-interno de la paleta humeral, en la parte que corresponde morfológicamente a la diáfisis. Esta inserción queda por encima de la epitroclea, y a una cierta distancia de ella, dada la extensión de la paleta. Además, queda notablemente alejada del eje del hueso, dado el ensanchamiento de la paleta. Este carácter es importante, por el aumento del brazo de palanca con que actúa el músculo sobre el húmero, y porque permite que su acción sea considerable desde el comienzo de la contracción.



No se aprecia en el húmero ninguna área de inserción entre el subescapular y el redondo mayor.

Con la consideración de estos rasgos, se pueden deducir las características de este músculo en los escelidoterios:

1.- El músculo presentaba un desarrollo notable.

2.- Probablemente, el músculo era sencillo. Nada indica una división en el origen. La inserción principal está muy marcada, y es suficiente para la función del músculo. Una extensión hacia la epitroclea resulta innecesaria, y sería irrelevante para la funcionalidad del músculo.

3.- La eficacia de este músculo bien desarrollado quedaba aumentada al actuar con ángulo favorable en cualquier posición del miembro, dado el ensanchamiento de la paleta humeral.

---

### BICEPS BRACHII

Este importante músculo flexor del antebrazo toma su nombre del origen doble que presenta en el hombre y en numerosos mamíferos: un tendón largo, profundo o glenoideo, que arranca de la escápula por encima de la cavidad glenoidea, en la base de la apófisis coracoides; y un tendón corto, superficial o coracoideo, que arranca del extremo de la apófisis coracoides junto con el tendón del coraco-braquial. Su inserción típica es por dos tendones, en las regiones proximales del radio (tuberosidad bicipital) y del cúbito.

Esta disposición típica, con dos cabezas y dos inserciones, presenta numerosas variantes. Es rara la presencia de los cuatro tendones, pero entre los ejemplos existentes se cuentan los de algunos Xenartros (*Bradypus*, *Myrmecophaga*, *Tamandua*). En bastantes mamíferos se pierde el tendón coracoidal, entre ellos algunos Xenartros (*Choloepus*, *Cyclopes*), o bien el tendón cubital. En bastantes casos también, el biceps sólo tiene un tendón de origen y uno de inserción, en forma gleno-radial, más frecuente; o en forma gleno-cubital, relativamente rara, pero es la que presentan algunos Xenartros (*Tatusia*, *Chlamyphorus*).

La Miología Comparada sugiere que el músculo constaría originariamente de dos fascículos independientes cruzados, coraco-radial y gleno-cubital, que se fusionarían progresivamente por su parte media, y posteriormente perderían algún tendón, permaneciendo preferentemente el origen glenoideo y la inserción radial. Los Xenartros actuales son un buen ejemplo de la variabilidad de este músculo dentro de un Orden.

Esta variabilidad se extiende a todas las categorías taxonómicas inferiores, hasta el nivel individual. Cabe citar el caso del hombre, (además, el mejor conocido), en el que el bíceps es uno de los músculos más variables y con anomalías más sorprendentes. Ésta es una relación sucinta de las principales variantes citadas:

a) presencia en un 10% de los individuos de una tercera cabeza, con origen en la diáfisis humeral, a veces importante; es la "cabeza humeral del bíceps" que, en este caso, es un músculo triceps.

b) separación completa de las dos porciones musculares.

c) ausencia de la porción larga, de la porción corta, y de todo el músculo.

d) inserciones accesorias para el radio, para el cúbito, y para la aponeurosis braquial.

e) conexiones carnosas o tendinosas con el pectoral mayor, pectoral menor, coraco-braquial, braquial anterior, palmar mayor, pronador redondo y supinador largo.

f) aparte de la "cabeza humeral" citada, otros haces adicionales pueden añadirse a los dos típicos o sustituir a uno de ellos, con origen en: la apófisis coracoides; el tendón del pectoral mayor; la cápsula articular del hombro; la extremidad superior del húmero (en la tuberosidad mayor, tuberosidad menor, labio externo de la corredera bicipital, fondo de la misma). Hasta cinco cabezas del músculo se han señalado en algún caso.

En cuanto a la función del músculo, la típica y más importante es la flexión del antebrazo sobre el brazo. A esta acción se añaden normalmente, otras dos: extender el brazo hacia adelante, una vez terminada la flexión; y la acción supinadora previa a la flexión, en el caso frecuente de existir un único tendón, con inserción en la tuberosidad bicipital del radio. Esta última acción es más importante en los casos en que la tuberosidad quede en posición más posterior en la pronación, como ocurre en los escelidoterios.

Como es obvio, si el antebrazo está fijo, el músculo dobla el brazo sobre el antebrazo, movimiento muy importante en la adaptación trepadora.

Puede parecer atrevido abordar el estudio de un músculo tan variable en un grupo fósil. Así lo sería si se pretendiese fijar muchas de sus características. Pero el esqueleto de los escelidoterios ofrece algunos rasgos seguros de referencia para el objeto de este estudio, que es la anatomía funcional del miembro. Hay que resaltar que la gran mayoría de las variantes señaladas afectan a la constitución anatómica del músculo, pero no a su función, que es muy constante.

---

Se consideran varios caracteres de la escápula, del húmero, del cúbito y del radio de los escelidoterios en relación con este músculo:

1.- La escápula presenta los dos orígenes típicos de los tendones largo y corto, bien señalados, aunque no grandes.

2.- La corredera bicipital del húmero es muy abierta, debido, sobre todo, al desplazamiento del labio interno, carácter parejo con el ensanchamiento de la diáfisis. Esto podría permitir la extensión de la masa carnosa de la cabeza larga hasta un nivel alto de la diáfisis.

3.- El acusado relieve de la extremidad proximal del húmero es compatible con la existencia de una cabeza humeral, pero ningún rasgo concreto presenta una relación clara con esta posible cabeza.

4.- La cresta pectoral y el tubérculo deltoideo, salientes, y la presencia del puente entepicondiliano, suponen un cierto obstáculo a la cómoda instalación a ese nivel de la masa muscular.

5.- No parece que exista área de inserción cubital, aunque el acusado relieve de la diáfisis cubital podría admitir una inserción para el biceps.

6.- El radio muestra un típico tubérculo bicipital, que es el rasgo más destacado de todos los caracteres esqueléticos de la extremidad relacionados con este músculo. Es fuerte, extenso, con mucho relieve: debía servir de inserción a un tendón muy potente.

Es llamativo que el tubérculo ocupa una situación muy posterior en la postura de pronación. Este carácter, unido a que el tendón queda

separado bastante del eje del hueso por el saliente que hace el tubérculo, aumenta la acción supinadora del músculo.

Para deducir los caracteres del biceps de los escelidoterios, la Miología Comparada ofrece menos ayuda que en otros músculos, por la gran variabilidad de éste, en particular en los Xenartros actuales.

De la interpretación de los rasgos esqueléticos se puede deducir:

1.- Probablemente, el músculo tenía la estructura más común, con dos cabezas de origen y una inserción radial.

2.- La posible inserción cubital no parece necesaria para la flexión del antebrazo, dada la potencia de la inserción radial. Además, dificultaría la acción supinadora del tendón bicipital, confirmada por el carácter adaptativo del desplazamiento del tubérculo en beneficio de esta acción.

3.- La máxima eficacia de la acción supinadora se obtiene en la proximidad del valor de  $90^{\circ}$  para el ángulo de flexión del antebrazo, lo mismo que la máxima eficacia flexora.

4.- La dificultad que presenta el saliente medio anterior del húmero para la disposición de la masa muscular queda superada por el alejamiento de la inserción radial respecto al eje del húmero durante la contracción; es decir, durante la contracción se va alejando el músculo de la parte distal del húmero, hasta una máxima separación en el ángulo de flexión de  $90^{\circ}$ .

5.- No es probable que existiese una tercera cabeza humeral. Ello supondría, además, una dificultad añadida, al aproximar más el músculo al húmero en su parte proximal.

6.- El músculo mantiene la función de adelantar el miembro una vez terminada la flexión, y la función de aproximar el tronco al antebrazo fijo.

---

BRACHIALIS

Este músculo, también flexor del antebrazo, tiene un origen doble. Un componente externo, el más importante, se origina en la diáfisis humeral, desde la zona posterior del cuello hasta la proximidad del epicóndilo; este componente ocupa el canal de torsión del húmero. El segundo componente, interno, más reducido, se origina por debajo de la V deltoidea, que queda así entre ambos componentes.

La inserción del músculo es normalmente única, en la diáfisis cubital, por debajo de la apófisis coronoides.

Las variantes afectan a la importancia relativa del músculo, incluso ausencia en muy pocos casos (elefante); y a la reducción del componente interno, que falta a menudo. En cuanto a la inserción distal, es frecuente que sea radial, y algunas veces doble, como es el caso de *Bradypus*.

En general, suele ser un músculo importante.

---

En los escelidoterios, el cúbito presenta la inserción típica del *brachialis* la continuación de la apófisis coronoides, en forma de marcada área rugosa sobre el borde redondeado anterior, en su parte externa, contigua al plano medio del hueso. Esta inserción tenía que corresponder a un músculo potente.

En cambio, los caracteres del húmero en relación con este músculo no son los típicos mammalianos, ni los de los Gravígrados en general. En efecto, los escelidoterios presentan un canal de torsión muy particular: es mucho más estrecho que en otros Milodóntidos, y se va cerrando al final de la diáfisis, porque desborda sobre él el tubérculo deltoideo, además de elevarse el saliente proximal-externo de la paleta humeral. El canal toma así forma de conducto casi circular, aunque no llega a cerrarse.

Un canal así es insuficiente para alojar un músculo de sección condiderable, y menos durante la contracción.

Se pueden interpretar como características del *brachialis* de los escelidoterios:

1.- El músculo estaba bien desarrollado, como lo indica la fuerte inserción cubital.

2.- Nada hace suponer que, además, existiese una inserción radial.

3.- El desplazamiento lateral de la inserción en el cúbito es correspondiente con la orientación del canal de torsión, y hace aún menos necesaria la posible inserción radial.

4.- Parece probable que el músculo haya desplazado su origen a todo el borde proximal del canal de torsión, que es la línea externa de la V deltoidea. Además, también se originaría en el borde distal del canal de torsión.

5.- Las modificaciones que introduce en la diáfisis la posición de la inserción del *pectoralis maior*, en relación con el tubérculo deltoideo, no permiten la presencia del componente interno del *brachialis* como fascículo independiente del componente externo, el cual podría extender su origen por el borde distal del tubérculo deltoideo.

---

### MÚSCULOS DEL ANTEBRAZO Y DE LA MANO

El estilopodio, zeugopodio y autopodio de los esclidoterios presenta algunos rasgos que inciden directamente en las características que tendrán los músculos del antebrazo y de la mano, especialmente los músculos epicondilianos y epitrocleanos.

Se pueden señalar algunos de estos rasgos:

1.- El húmero forma una extensa paleta distal, con marcadas áreas de inserciones musculares en sus bordes externos.

2.- El zeugopodio es también amplio. En efecto, el cúbito presenta un saliente articular ensanchado para soportar las cavidades sigmoideas, que desbordan las caras externa e interna del hueso. El radio es corto y grueso, y muy ensanchado en su extremidad distal. Sumados estos ensanchamientos, resulta un zeugopodio muy amplio en posición paralela de los huesos, es decir, en supinación.

3.- El zeugopodio de los esclidoterios tendría un fuerte ligamento interóseo medio. Así lo indica el acusado resalte de sus crestas de

inserción en las diáfisis del cúbito y radio, como se señala en el capítulo correspondiente. Además, debía existir otro fuerte ligamento interóseo en la parte distal. Estos ligamentos mantenían la unión cúbito-radio, que tenía que ser muy fuerte en los esclidoterios.

En efecto, como se señalará en el estudio de la locomoción, la articulación radio-carpal soportaba la mayoría de la tensión resultante del apoyo cuadrúpedo. Ahora bien, en el zeugopodio, aunque el radio es corto y robusto, es el cúbito el hueso apto para soportar fuertes tensiones, especialmente las producidas según el plano sagital, por su estructura en doble T. Por lo tanto, es necesario transmitir esa tensión al cúbito, lo cual se hacía por medio de los ligamentos interóseos.

4.- En los zeugopodios con ligamento interóseo medio fuerte y extenso, como es el del hombre, se diferencian claramente dos caras, dorsal y ventral-palmar, bien diferenciadas en la posición de supinación. Ello es debido a que ningún músculo atraviesa el ligamento interóseo.

Por otra parte, el propio ligamento, por su fortaleza, puede servir de origen complementario a músculos radiales o cubitales.

5.- También es amplio el autopodio de los esclidoterios, como se ha descrito anteriormente. Además, la divergencia de los metacarpianos aumenta más esta amplitud.

En cuanto a las articulaciones y movimientos del antebrazo y de la mano, que se estudiarán en la 3ª Parte de este trabajo, se pueden señalar algunos de sus caracteres:

1.- La articulación radio-carpal (escafoides y semilunar) es muy amplia, cóncavo-convexa, mientras que la articulación cúbito-piramidal la forman dos caras planas.

2.- El carpo, metacarpo y dos primeras falanges (la primera en el dedo I), apenas presentan movimientos relativos.

3.- En llamativo contraste con la fijeza de estos elementos, la falange ungueal de los dedos II y III, muy grande, es muy móvil.

4.- Durante la marcha cuadrúpeda, la mano apoya en el suelo en posición de semipronación.

De todos estos rasgos del esqueleto se pueden deducir varios caracteres de los músculos del antebrazo y de la mano:

1.- El origen de los músculos epicondiliaos y epitrocleaos se ha alejado del eje del hueso. Dada la cortedad del zeugopodio entre sus articulaciones proximales y distales, el desplazamiento lateral del origen de los músculos, con el aumento del ángulo con que actúan, supone siempre un aumento de la potencial eficacia pronadora o supinadora de los músculos, que tendrá como consecuencia:

a) aumento de esa eficacia en los músculos que suelen tener función pronadora o supinadora.

b) aparición de esa función en los que normalmente no la tienen.

2.- El zeugopodio es amplio. Ello permite una cómoda disposición de todos sus músculos sin interferir sus acciones.

3.- El autopodio es mesaxónico y muy ensanchado. Esto permite inserciones alejadas del eje del miembro, con aumento correlativo en las funciones pronadora y supinadora de los músculos, e igualmente en las funciones abductora y adductora.

4.- El basipodio presenta un canal palmar muy ensanchado, por el que podrían correr sin dificultad los tendones flexores.

5.- La reducción del dedo I, máxima en las formas de *Scelidothorium*, no impide la presencia de un metacarpiano bien desarrollado, en el que podrían insertarse los tendones flexores, extensores y abductores, para ejercer su función sobre la mano, no sobre el dedo.

6.- La mano apoya en el suelo en posición de algo más de semipronación y con las falanges ungueales de los dedos III y II flexionadas; entra en contacto con el suelo la extremidad distal de metacarpiano V, las falanges del dedo V y las falanges del dedo IV.

Con este tipo de apoyo, cobran cierta importancia en relación con la marcha los movimientos de abducción y adducción de la mano, lo cual no ocurre en los mamíferos que marchan con la mano en pronación completa, caso en el que influyen casi exclusivamente los movimientos de flexión y extensión.

7.- Los potentes dedos II y III presentan una única falange móvil, la 3ª. Por consiguiente, cualquier músculo flexor o extensor que se inserte en la falange 1ª ó 2ª será flexor o extensor de la mano, no del dedo.



Por lo demás, es normal que los músculos del antebrazo y de la mano estuviesen muy desarrollados en un miembro tan fuerte y móvil como es el de los escelidoterios.

---

### SUPINATOR

En su disposición típica, tiene su origen en la cara posterior del epicóndilo; rodea la articulación húmero-radial; y se inserta en la cara palmar del radio, distalmente a la tuberosidad bicipital.

El origen típico, epicondiliano, puede desplazarse en sentido distal a los ligamentos de la articulación del codo; al olécranon; y a una cierta extensión del cúbito, a partir de la pequeña cavidad sigmoidea. En el hombre ("supinador corto"), casi no existe el origen epicondiliano; es considerable el origen en los ligamentos (anular y lateral externo); no existe el origen olecraneano; y el origen cubital es el más importante. Esta extensión del origen hacia el cúbito se interpreta como una adaptación para aumentar la eficacia de la acción supinadora, pero esta disposición es excepcional en los mamíferos.

La acción primaria del músculo es supinadora y, específicamente, permite alcanzar el valor máximo de supinación, siendo el único músculo que puede realizarlo, aunque existen otros músculos con acción supinadora hasta un cierto grado.

Cuando el zeugopodio no presenta movimientos de prono-supinación, el músculo puede actuar como extensor del antebrazo, además de reforzar la articulación húmero-radial.

---

Para deducir las características de este músculo en los escelidoterios, se han de considerar varios rasgos anatómicos y fisiológicos del miembro:

1.- El ensanchamiento de la paleta humeral hace que la disposición típica mammaliana epicondiliana-radial dé lugar a un músculo muy oblicuo al eje del miembro, lo que facilita la acción supinadora. Esta disposición favorable permite una acción eficaz, sin que se requiera un músculo de gran desarrollo.

2.- El cúbito se prolonga en un extenso olécranon, que se aparta notablemente del húmero al doblarse el antebrazo.

Por lo tanto, no resulta aceptable un doble origen simultáneo, epicondiliano y olecraneano, que estarían próximos en la extensión, pero distantes en la flexión.

En realidad, el alargamiento del olécranon no responde a la necesidad de aumentar la acción pronadora o supinadora. Por eso, en el hombre, con zeugopodio muy móvil, el *supinator* no presenta origen olecraneano.

3.- Tampoco parece probable otro origen cubital del músculo, que es una adaptación específica de algunos zeugopodios muy móviles. La forma del radio, corto y grueso, no resulta compatible con un origen cubital.

4.- La supinación es importante en los escelidoterios, como se considerará en el estudio de los movimientos en la Parte 3ª de este trabajo. Hasta un cierto grado, la realizan también otros músculos, pero el último desplazamiento se debe al *supinator*.

El desarrollo del músculo sería acorde con la importancia de esta acción.

5.- Por la disposición oblicua del músculo, la acción supinadora sería la única importante.

---

### BRACHIO-RADIALIS

Este variable músculo presenta un origen típico en la parte externa distal de la diáfisis humeral, e inserción en la parte lateral-distal del radio, bien sea en la base de la apófisis estiloides (*Homo*) o en la misma apófisis.

El origen puede variar, en un mismo Orden, de la parte distal a la parte proximal de la diáfisis. La inserción mammaliana típica es radial, pero en Tetrápodos inferiores y en Marsupiales es carpal.

El músculo es rudimentario o falta en Carnívoros, Insectívoros y muchos Roedores.

Es notable la adaptación de los Folídotos, tanto de las formas arborícolas como de las formas cavadoras: se extiende desde la espina del

omóplato a la apófisis estiloides. Ahora bien, el antebrazo no presenta movimientos de prono-supinación.

Sus características en el hombre, (es el "supinador largo"), ofrecen un excelente punto de referencia para la Miología Comparada y para la Anatomía Funcional. Su origen e inserción son típicos, pero una importante parte distal es tendinosa, no carnosa. Su acción es doble: por una parte, coloca al radio respecto al húmero en una posición intermedia entre los valores extremos de pronación y supinación, es decir, es tanto pronador como supinador; y una vez alcanzada esta posición, actúa como flexor del antebrazo.

---

En los escleridoterios, el *brachio-radialis* debía ser un músculo importante, acorde con la movilidad del zeugopodio y con la importancia de la función flexora.

El origen epicondiliano es típico. La inserción se halla en el borde externo del radio y parte de las caras anterior y posterior, poco antes de la apófisis estiloides; es muy marcada, especialmente la parte correspondiente a la cara posterior.

Dada la cortedad del radio, el músculo cruzaba el eje del miembro en ángulo pronunciado durante la pronación. Esta disposición, y la marcada inserción en el borde y en el comienzo de la cara posterior nos indican que el músculo tenía una fuerte acción supinadora.

Además, como es habitual, tenía la acción flexora.

---

*EXTENSOR CARPI RADIALIS LONGUS*  
*EXTENSOR CARPI RADIALIS BREVIS*

El *extensor carpi radialis* unas veces es único, y otras veces se presenta dividido en dos. La Anatomía Comparada no ha encontrado argumentos decisivos para decidir cuál de las dos condiciones debe considerarse primitiva. En el caso de división del músculo, el origen es siempre en parte común, y la división puede darse sólo en el tendón de inserción, o en una parte distal más o menos extensa del músculo.

El origen principal del músculo, sencillo o doble, es distal respecto al *brachio-radialis*, bien en el extremo lateral de la diáfisis, bien en el epicóndilo. A este origen principal se pueden añadir fibras procedentes de los septos musculares contiguos y de la articulación del codo (ligamento externo), lo que puede contribuir a diferenciar pronto los dos músculos, en el caso de que el *e.c. radialis* esté dividido.

Si el músculo está dividido, el *e.c.r. longus* se inserta en el metacarpiano II, y el *e.c.r. brevis* en el metacarpiano III. Si es único, puede presentar un tendón distal, que se inserta en el metacarpiano III (*Bradypus*, *Dasypus*); o dos tendones distales, para los metacarpianos II y III.

Su función específica es extensora del metacarpiano o metacarpianos afectados sobre el carpo y, secundariamente, del carpo sobre el antebrazo. A esta acción típica se puede añadir la acción de desplazar la mano hacia el borde radial del miembro, es decir, la acción abductora, ya que el músculo suele ser oblicuo al eje del miembro, puesto que el origen humeral suele estar más apartado del eje del miembro que la inserción metacarpal.

Además de la acción abductora, y siempre dependiendo de la configuración concreta de la extremidad, puede darse la acción pronadora o supinadora de modo semejante al que se ha indicado a propósito del *brachio-radialis*, es decir, situando la mano en una posición más o menos apartada de los valores extremos de pronación o supinación.

Por lo tanto, el músculo actuaría sucesivamente como pronador o supinador, después como abductor y luego como extensor de la mano. De estas acciones, la única importante suele ser la extensora.

Así es en el caso del hombre (son nuestros "primero y segundo radial externo", a veces más o menos fusionados a partir de su origen), que son músculos extensores de la mano bien desarrollados. No se considera la acción pronadora-supinadora de estos músculos. Se admite la acción abductora en el primer radial externo, pero se ha discutido en el segundo, en el que, en cualquier caso, sería muy débil.

---

En el caso de los escelidoterios, la consideración fundamental para interpretar este músculo es que existe una típica área de origen de los músculos epicondilianos, extensa y diferenciada, que permite el origen de un *e.c. radialis*, sencillo o doble, con cualquier grado de

desarrollo. Lo mismo hay que decir de las extensas y rugosas caras dorsales de los metacarpianos II y III, y de la amplitud del zeugopodio.

Como se dirá en el estudio de los movimientos, la función extensora es importante en la mano de los escelidoterios. Desde luego, está asegurada por otros músculos, pero todo hace suponer que el *e.c. radialis*, probablemente doble y bien desarrollado, cumplía su misión extensora, dentro de la normalidad mammaliana.

La función abductora del músculo también sería considerable, dado el alejamiento del origen en la paleta humeral respecto al eje del miembro; sería más intensa en el *e.c.r. longus*, por la mayor separación de la inserción respecto al eje del miembro.

Finalmente, el músculo también tendría una apreciable acción prono-supinadora, ya que el zeugopodio es bastante corto.

---

### EXTENSOR DIGITORUM COMMUNIS

Este músculo tiene su origen típico en el extremo del epicóndilo, con los demás músculos epicondilianos, frecuentemente en un tendón común a todos ellos, que es, morfológicamente, de origen postero-externo; en todo caso, su origen es común con el *extensor digitorum lateralis*. Además, otras fibras se originan en el septo intermuscular que lo separa del *extensor carpi radialis*, a continuación del cual se halla situado. A veces, otras fibras se originan en el borde interóseo del cúbito.

Todas estas fibras que se van incorporando al músculo dan origen al menos a dos tendones primarios, que pasan al carpo por un canal de la epífisis radial, bajo el ligamento anular. Estos tendones primarios se subdividen típicamente en cuatro tendones secundarios, uno para cada dedo cubital, que van a insertarse, normalmente en varias lengüetas, en la base de la 3ª falange.

Este esquema básico presenta infinidad de variantes sobre cada uno de sus rasgos: número mayor de tendones primarios; lugar de subdivisión, antes o después del ligamento anular; número de tendones secundarios; conexiones intertendinosas; número de lengüetas.

Se señala, entre las variantes que puedan ser consideradas en el estudio de los escelidoterios, que en el caso de atrofia de algún dedo, sea intermedio o externo (dedo V), o bien los dos externos (*Chrysochloris*), se

pierde la inserción del extensor común incluso cuando aún subsisten los elementos esqueléticos. También hay que señalar que en la adaptación braquiadora (*Gorilla*, aún más *Hylobates*), los tendones secundarios se unen entre sí por láminas intertendinosas que llegan a formar una aponeurosis común, en detrimento de los movimientos independientes de cada dedo, pero con mayor eficacia en la función de "gancho" de los cuatro dedos cubitales.

La acción de este músculo también presenta variantes en relación con la pérdida de la supinación, y con la pérdida o reducción de alguna de las articulaciones. En el caso de movilidad total, con supinación y amplias articulaciones carpal, metacárpico-falángica y doble falángica, como es el caso del hombre, la acción de este músculo es extender sucesivamente la falange 3ª sobre la 2ª; la 2ª sobre la 1ª; el dedo sobre la mano; la mano sobre el antebrazo; y el antebrazo sobre el brazo.

---

En los escelidoterios, los caracteres esqueléticos y funcionales del miembro anterior, especialmente los del autopodio, aportan datos importantes para deducir las características del *extensor digitorum communis* y, como se considerará después, del *extensor digitorum lateralis*, con el que se encuentra íntimamente ligado anatómicamente y funcionalmente.

Los caracteres esqueléticos relacionados con este músculo son:

- a) El origen epicondiliano es extenso y bien marcado, propio de músculos bien desarrollados.
- b) El origen cubital no es identificable, ni resulta necesario para un desarrollo importante del músculo, como lo muestra el hecho de su ausencia en el hombre.
- c) Las falanges de los dedos cubitales están reducidas, más las del V que las del IV.
- d) Las extremidades distales de los dedos IV y V están ensanchadas.
- e) Los dedos II y III presentan una única articulación muy móvil en la 3ª falange, y poco o muy poco móviles las demás hasta la carpo-radial.
- f) Considerando la longitud del zeugopodio desde la articulación del codo, y la longitud de la mano hasta la falange ungueal, se puede decir que el zeugopodio es corto y la mano es larga.

Se señalan algunos caracteres funcionales del miembro en relación con este músculo:

a) En los movimientos de los dedos, la extensión suele hacerse con velocidad, pero con menor fuerza que la flexión, y lo mismo puede decirse de la extensión y flexión de la mano.

b) En la mano de los escelidoterios, la acción extensora específica afecta sólo a las falanges ungueales de los dedos II y III, y la acción flexora secundaria a la mano y al antebrazo.

De estos rasgos anatómicos y fisiológicos podemos deducir las características del músculo en los escelidoterios:

1.- El *extensor digitorum communis*, único músculo extensor de la gran falange ungueal de los dedos II y III, estaba muy desarrollado, asegurando la rápida extensión de la falange.

2.- Además de esta función específica, debía realizar la función secundaria normal de extensor de la mano y del antebrazo. Esta función la realizaría mejor si, además de las inserciones en los dedos II y III, preséntase inserciones en los dedos IV y V; con ello la extensión sería más equilibrada, por el mejor reparto de la fuerza tensora.

3.- La inserción correspondiente a los dedos IV y V no se realizaría en las falanges, carentes prácticamente de movimiento, sino en la extremidad distal de los metacarpianos. Estos tendones serían sólo extensores de la mano y, consiguientemente, del antebrazo.

4.- Parece innecesario un origen cubital del músculo. Sin embargo, podría existir, dada la amplitud del zeugopodio, y la facilidad que supondría el origen cubital para mantener el músculo en una posición más adecuada para la disposición y acción de los tendones del IV y V dedos, que contribuirían a una flexión más equilibrada de la mano. En este caso, hay que advertir que las fibras de origen cubital no participarían en la extensión del antebrazo.

5.- No se pueden precisar las demás características de un músculo tan variable en sus tendones, conexiones y lengüetas de inserción. Sólo señalar que, dada la cortedad del zeugopodio y la longitud de la mano, no parece probable que la subdivisión de los tendones se produjese antes del ligamento anular del carpo. Por lo tanto, los escelidoterios presentarían la disposición más generalizada en los mamíferos.

---

### EXTENSOR DIGITORUM LATERALIS

Este músculo tiene un origen común con el *extensor digitorum communis*, del cual se separa pronto, aunque continúa paralelo a él, para dar origen a un tendón primario que corre por un canal radio-carpal próximo al de los tendones del *extensor digitorum communis*; sobrepasado el ligamento anular, el tendón primario se bifurca en dos tendones secundarios para los dedos cubitales IV y V, o sólo para el V, tendones que normalmente se unen a los del extensor común, con lo cual es patente la complementariedad de la acción, reforzada por la identidad de la inervación (rama posterior del radial).

Como en el caso del *extensor digitorum communis*, existen numerosas variantes de la disposición normal señalada.

Esta coincidencia de origen, inserción, función e inervación en ambos músculos *extensores digitorum*, es general en los mamíferos. Ni siquiera en una mano tan rica de movimientos como es la del hombre, presenta el "extensor propio del meñique" caracteres diferenciales especiales.

Ya que no existen caracteres esqueléticos ni caracteres funcionales que diferencien ambos músculos, nada se puede precisar sobre las características de este músculo en los escelidoterios. Debía existir, como es normal en los mamíferos pentadáctilos, incorporando sus tendones a los del *extensor digitorum communis*, y sumando su acción a la este músculo, en la forma que se ha considerado, es decir, sólo como extensor de la mano y, consiguientemente, del antebrazo.

---

### ANCONIUS

Es un músculo del codo, pequeño, profundo y, frecuentemente, muy relacionado con el *triceps caput laterale*, relación que es constante en la inervación. Por estas características, ha sido a veces mal interpretado. En los mamíferos pentadáctilos es un músculo muy constante.



Tiene su origen en la cara posterior-distal de la diáfisis humeral, a lo largo del borde proximal y externo de la fosa olecraneana. Se inserta en la cara externa del olécranon.

Su acción fundamental es la de extensor del antebrazo, complementario del triceps, pero hay que tener en cuenta que actúa con un ángulo diferente.

En los escelidoterios, se ha situado su origen en el epicóndilo, en una área triangular distal de la cara posterior, poco extensa, pero muy marcada. No se advierte que, además, se extienda el origen hasta el borde de la fosa olecraneana.

La inserción se ha situado en una área más extensa que el origen, hacia el centro de la cara externa de la apófisis olecraneana.

Resulta así un músculo grueso, no plano, más grueso en la inserción que en origen, y con una orientación similar a la del *triceps caput laterale*, aunque más corto que éste, y claramente separado de él tanto en el origen como en la inserción.

Con esta disposición, el *anconeus* actuaría como extensor del antebrazo, complementario del *triceps*, que es mucho más potente. Ahora bien, su acción sería considerable, por el buen desarrollo del músculo y por el favorable ángulo de actuación, más eficaz para completar la extensión.

---

### EXTENSOR CARPI ULNARIS

Este músculo, nuestro "cubital posterior", es el más profundo de los músculos epicondiliaños. Su origen típico es epicondiliano, en el tendón común y en los septos de los músculos vecinos; se inserta en la base del metacarpiano V, en la parte dorsal-externa.

Este origen primario, único en muchos mamíferos, puede extenderse al borde posterior-externo del olécranon o incluso de la diáfisis cubital, hasta más de la mitad de la longitud del hueso (*Primates*). Esta ampliación del origen se da en diversos Órdenes, primitivos y evolucionados.

La inserción es constante en los mamíferos pentadáctilos.

Salvo en su origen, es un músculo muy constante. Se puede señalar como única variación importante su fusión con el *extensor digitorum lateralis* en algunos Insectívoros cavadores.

La función típica de este músculo, consecuencia de su lugar de inserción, consiste en desplazar la base del V metacarpiano en sentido dorsal y en sentido cubital: es decir, es un músculo extensor y adductor de la mano. Contribuye a una equilibrada extensión de la mano, por su inserción lateral, colaborando con otros músculos de inserción más mesial; y suele ser el más importante de los músculos adductores, en las manos capaces de este movimiento.

---

La interpretación de este músculo en los escelidoterios viene dirigida por un dato anatómico y fisiológico fundamental: en la marcha cuadrúpeda de estos animales, el miembro apoya en el acropodio de los dedos cubitales, situada la mano en semipronación; en consecuencia, el apoyo del miembro tiende a desplazar la mano en sentido radial, es decir, tiende a provocar la abducción. Por lo tanto, si la mano, anatómicamente, es capaz de abducción y adducción, se requieren unos importantes músculos que se opongan al desplazamiento radial de la mano, ante todo; además, el movimiento de adducción desplaza el miembro hacia adelante, es decir, es un movimiento locomotor.

En el capítulo correspondiente, en la 3ª Parte de este trabajo, se estudiará este movimiento de la mano de los escelidoterios, y se confirmará la necesidad de una importante adducción.

Además del marcado origen epicondiliano, se ha atribuido al *extensor carpi ulnaris* un extenso origen cubital. La inserción también es notable, en la cresta proximal en forma de arco del V metacarpiano. Bastan estos rasgos para señalar un músculo importante, con la acción específica extensora y adductora de la mano.

Dada la importancia de este músculo en la mano de los escelidoterios, cabe considerar si se le habría incorporado el *extensor digitorum lateralis*, que no conserva la acción específica extensora de los dedos, sino la extensora de la mano. Si fuese así, se habría reforzado la importante acción adductora de la mano, sin detrimento de la función extensora, que está asegurada, además, por otros músculos.

Desde luego, no sería extraña esta fusión, pero ningún carácter de la mano la puede confirmar. Tampoco resulta necesaria, por el buen desarrollo del músculo.

### MÚSCULOS DEL DEDO I DE LOS ESCOLIDOTERIOS

Antes de entrar en el estudio de los músculos que tienen su inserción en el dedo I de los mamíferos, se deben considerar los caracteres de este dedo de los escelidoterios en relación con sus músculos, ya que el dedo se aparta bastante del esquema normal mammaliano.

La configuración de este dedo en los escelidoterios es el resultado de una evolución que se ha realizado siguiendo dos líneas sucesivas: ensanchamiento del metacarpiano y reducción falángica.

Como resultado de la primera tendencia, la parte basal del M I se ensancha y toma el aspecto de un hueso carpiano. Esto, unido a la pérdida del trapecio y a la reducción del trapezoides, hace que el M I tenga la función de un hueso carpal en las formas normales de escelidoterios. En contraste con esta evolución, la extremidad distal del hueso admite un cierto desplazamiento en sentido dorsal.

La segunda tendencia, la reducción falángica, se completa en las formas de *Scelidothorium* con la desaparición de la falange ungueal y la práctica atrofia de la falange 1ª, que se complementa con una notable reducción de la parte distal del metacarpiano, la cual conserva, no obstante, la forma típica de cabeza de articulación para la falange 1ª.

Estas dos tendencias evolutivas repercuten en los músculos del dedo I de dos formas:

1.- Los músculos flexores, extensores y abductores del dedo, que también lo son de la mano por su origen en el estilopodio o zeugopodio, pueden permanecer, pero sólo como motores de la mano.

2.- Los músculos propios de la mano, con origen e inserción en el autopodio, que son motores del dedo, deben sufrir el mismo proceso de reducción que las falanges, hasta ser irrelevantes en las formas de *Scelidothorium*.

Se tendrá presente esta situación en el estudio de los músculos afectados, es decir, del *abductor pollicis longus*, *extensor pollicis brevis*, *extensor pollicis longus* y *flexor pollicis longus*, entre los que son también motores de la mano; y los *lumbricales*, *abductor pollicis brevis*, *contrahentes* e *interossei*, entre los motores exclusivos del dedo.

---

ABDUCTOR POLLICIS LONGUS (= ABDUCTOR POLLICIS LONGUS s. s. +  
+ EXTENSOR POLLICIS BREVIS)

Este músculo ocupa la porción radial del "grupo profundo" o "músculos de la mano". Único en su origen, puede desdoblarse en su tendón de inserción, división que puede afectar también a las fibras musculares en un tramo distal del músculo más o menos extenso. En el caso de máxima división, como se da en el hombre, se consideran dos músculos distintos, pero el origen siempre es común.

Este origen lo tiene en el cúbito, en el radio, y en el ligamento interóseo, a veces en disposición pennada, de modo que a un eje interóseo confluyen en ángulo las fibras procedentes del cúbito y del radio. El origen cubital empieza en el borde externo de la región sigmoidea, y continúa en una longitud variable por la cresta interósea. El origen radial, en el borde cubital del radio, es más distal que el origen cubital, y menos extenso. En general, el origen cubital es el más importante, excepcionalmente el único.

El músculo da origen a un tendón que sigue un canal dorsal de la epífisis distal del radio y alcanza la base del metacarpiano I. Este tendón es externo y oblicuo a los tendones de los *extensores carpi radiales*.

El tendón y la parte distal del músculo pueden sufrir dos tipos de modificaciones. En el primer caso, el tendón se desdobra y aparece una segunda inserción, carpal, sobre el *prepollex*, trapecio, trapezoides o escafoides. El desdoblamiento puede afectar a algunas fibras musculares distales.

En el segundo caso, el tendón se desdobra y aparece una segunda inserción en la falange 1ª del pulgar: es el *extensor pollicis brevis*. En su diferenciación con el *abductor pollicis longus* puede variar desde ser un tendón secundario del principal a considerarse un músculo distinto, aunque con origen común.

Hay un carácter importante en la Miología Comparada que diferencia este músculo del *extensor pollicis longus*, con el que se puede confundir, si éste segundo no existe: que el tendón del *abductor pollicis longus*, único o desdoblado, es exterior al ligamento anular dorsal del carpo, el cual rodea al resto de los tendones de los músculos extensores. Esta es la disposición típica; no obstante, hay que notar que el hombre es una excepción.

La acción primaria del *abductor pollicis longus* es desplazar la base de metacarpiano I en sentido radial; es decir, es abductor del pulgar y, consiguientemente, de la mano.

Además, el músculo cruza el eje del miembro desde su origen cubital hasta su inserción en el lado radial; por lo tanto, su contracción tiende a colocar paralelos el cúbito y radio, es decir, es supinador de la mano.

En zeugopodios móviles, como es el del hombre, estas acciones sobre la mano son tan considerables que el músculo ha sido denominado también *rotator carpi* y *supinator manus*.

La acción primaria del *extensor pollicis brevis*, si existe, es extender la falange 1ª sobre el metacarpiano. Las acciones secundarias son idénticas a las del *abductor pollicis longus*.

---

Con los datos de la Anatomía Comparada y los rasgos del miembro de los escelidoterios, se pueden deducir las características de este músculo:

1.- Se ha atribuido al *abductor pollicis longus* un origen cubital muy señalado, y un origen radial.

2.- Dado el desarrollo de este músculo, es normal que el origen se extendiese también al ligamento interóseo, muy fuerte en los escelidoterios.

3.- El radio presenta un neto canal, por el que correría el tendón. Este canal, amplio y profundo, muy señalado, tenía que corresponder a un tendón grueso y potente.

Este canal se dirige al tubérculo lateral del escafoides y a la parte proximal-lateral del metacarpiano I.

4.- Los caracteres singulares del dedo I afectan a la acción primaria de este músculo, pero no a las secundarias.

5.- Probablemente el músculo era único, sin inserción en la falange 1ª; pero existiría una segunda inserción carpal, en el tubérculo lateral del escafoides, además de la inserción en la parte proximal-lateral del metacarpiano I.

Estas inserciones están muy próximas, por lo que debía ser único el tendón que corría por el canal carpal.

6.- Dado el ensanchamiento del miembro, el origen y la inserción del músculo están bastante alejados del eje, con mayor eficacia de su función.

7.- El músculo presentaba un desarrollo considerable, y realizaba una importante acción abductora y supinadora de la mano.

---

EXTENSOR DIGITORUM PROFUNDUS (= EXTENSOR POLLICIS LONGUS +  
+ EXTENSOR INDICIS PROPRIUS)

Este músculo, sencillo o doble, constituye la parte cubital del "grupo profundo".

Tiene su origen en el borde de la diáfisis cubital y en el ligamento interóseo, y se inserta típicamente en los dedos I y II, frecuentemente también en el III (algunos Insectívoros, *Tupaia*, mayoría de Primates), y a veces en el IV (algunos Marsupiales y Primates), en los miembros pentadáctilos. La subdivisión puede producirse en el tendón primario, o afectar más o menos extensamente al propio músculo, en cuyo caso el *extensor indicis proprius* es el más profundo.

La inserción se hace en la 2ª falange, en el caso del dedo I; y mediante la incorporación del tendón de este músculo al del *extensor digitorum communis*, en los casos correspondientes. Por lo tanto, se puede decir que se inserta en la última falange de los dedos afectados.

La acción primaria del músculo es extensora de los dedos afectados. En la disposición más general en los Mamíferos, es el único extensor de la 2ª falange del pulgar, desempeñando el papel del *extensor digitorum communis*. En los demás dedos, si existe, su acción es complementaria del *extensor digitorum communis*, al incorporar su

tendón de inserción al de éste. Secundariamente, en todos los casos en que sea extensor de algún dedo, lo es también de la mano.

Además de la acción extensora, existirá la acción supinadora en las manos mesaxónicas para los tendones de los dedos I y II, e incluso del III, dado el origen cubital del músculo.

---

Para el estudio del *extensor digitorum profundus* en los escelidoteros, son válidas casi todas las consideraciones que se han hecho a propósito del *abductor pollicis longus*.

El músculo tendría estas características:

1.- Se ha atribuido al *extensor pollicis longus* un origen cubital bien señalado y una inserción en el pequeño tubérculo distal de la cara dorsal del metacarpiano I.

2.- Este músculo estaba bien desarrollado, con función extensora y supinadora de la mano.

3.- Dada la total diversificación funcional a la que se llega en los dedos I y II, existiría un *extensor indicis proprius* bien diferenciado, que sumaría su acción a la *delexensor digitorum communis*, mediante la incorporación de su tendón al de éste.

4.- Ahora bien, por análoga razón, podría existir también un tendón para el dedo III. En este caso, podría tratarse de un músculo más o menos independiente del extensor del índice, es decir, de un extensor del dedo medio; o ser un tendón del extensor del índice, cuya denominación, en este caso, no sería correcta.

---

#### EXTENSORES BREVES DIGITORUM MANUS

En los Mamíferos típicos no existe componente muscular dorsal en el autopodio, que se halla recorrido solamente por los tendones de los músculos del zeugopodio.

Sin embargo, existen normalmente estos músculos dorsales de la mano en dos únicos Órdenes, Folídotos y Xenartros, en concreto en Bradipódidos. Es decir, existen en casos concretos de adaptación cavadora

y de adaptación arborícola, y ambos con un rasgo común: la presencia de unas uñas excepcionales.

Estos músculos tienen su origen en el carpo; cubren el metacarpo con una capa (Bradipódidos) o dos, superficial y profunda (Folidotos); y se insertan en la 3ª falange. Cortos en Folidotos, son alargados en Bradipódidos, como es la mano de estos animales.

Debemos preguntarnos si existían estos músculos en los esclidoterios, al igual que en sus más próximos parientes actuales, ambos provistos de uñas excepcionales.

La primera consideración al comparar el miembro anterior de bradipos y esclidoterios es que se trata de dos tipos de adaptación muy distintos: pentadáctilo el de los esclidoterios, con amplitud de pronosupinación, y unos cortos metacarpianos y corto también el conjunto 1ª-2ª falanges de los dedos II y III, que son los provistos de largas uñas; tridáctilo (II a IV) el de los bradipos, sin pronosupinación, y con metacarpianos y conjunto 1ª-2ª falanges alargado.

Se puede concluir en seguida que estos músculos no están exigidos en los esclidoterios por los demás rasgos del autopodio. Desde luego, para asegurar la función extensora de los dedos resultan más que suficientes los músculos comunes en los mamíferos, que disponen de un amplio zeugopodio y autopodio para situarse sin interferir sus acciones.

Además, la cara dorsal de la mano de los esclidoterios presenta una disposición particular: en el complejo carpo-metacarpo, los huesos encajan como un mosaico, formando como un plano, hasta la mitad de los metacarpianos. Los *extensores breves* tendrían que situarse sobre este plano, entre los tendones de los extensores del carpo y de los dedos. Más bien parece que sobre este plano liso correrían mejor los extensores normales si no existiera la inserción carpal adicional de los *extensores breves*.

Sin embargo, no existe un argumento decisivo para descartarlos. De hecho, existen en la mano de los Folidotos, que es pentadáctila, corta y ancha, muy distinta de la de los bradipos, y similar en estos caracteres a la de los esclidoterios.

Sí parece correcto concluir que, de existir estos músculos, tendrían una función muy accesoria.

---



PRONATOR TERES

Entre los denominados "músculos epitrocleanos" éste es el más externo, en relación con el eje del miembro. Por su disposición es pronador y flexor del antebrazo.

En los mamíferos pentadáctilos con movimientos más o menos amplios de prono-supinación, es un músculo muy constante. En cambio, en los mamíferos incapaces de prono-supinación, el músculo sufre una evolución en una de estas dos tendencias: se reduce, al no cumplir esa función y ser innecesario para la flexión que queda asegurada por otros músculos; o, por el contrario, se desarrolla notablemente, como músculo flexor. Esto último es lo que ocurre en la adaptación cavadora, en concreto en Insectívoros y en *Manis*.

Limitándonos a los mamíferos pentadáctilos con el músculo normalmente desarrollado, éste tiene su origen en la parte más externa de la epitroclea; cruza oblicuamente la parte proximal del zeugopodio; y se inserta en un tramo del borde externo del radio, en su parte media o distal.

El músculo se origina generalmente en un tendón que es común para todos los músculos epitrocleanos. A este origen típico se añaden normalmente, como en los demás músculos epitrocleanos, fibras procedentes de los septos musculares limitantes, en este caso del septo con el *flexor carpi radialis*.

En zeugopodios muy móviles, como ocurre en el hombre, puede existir un segundo origen, cubital, en el borde lateral-externo de la apófisis coronoides, a continuación de la inserción del *brachialis*.

También hay que tener presente que, en muchos mamíferos, los movimientos de supinación y pronación del zeugopodio son necesariamente concomitantes de los de flexión y extensión, mientras que en otros mamíferos son más o menos independientes.

Los caracteres principales del miembro de los escelidoterios relacionables con este músculo son:

1.- Un bien marcado origen epitrocleano y una bien marcada inserción al comienzo de la mitad distal del radio.

2.- Origen e inserción están bastante separados del eje del miembro; esto, unido a la cortedad del radio, hace que el músculo sea bastante oblicuo al eje del miembro.

3.- Dado el ensanchamiento del radio, que es máximo a nivel de la inserción del *pronator teres*, el movimiento de pronación va haciendo disminuir la oblicuidad del músculo al eje.

Por lo tanto, se puede deducir:

1.- El *pronator teres* estaba bien desarrollado en los escelidoterios, con la disposición normal mammaliana.

2.- No se advierte ningún motivo para rechazar ni para aceptar un segundo origen cubital; sería posible, pero no parece necesario.

3.- Las acciones eran las típicas del músculo, pronadora y flexora del antebrazo, predominantes sucesivamente a partir de la posición de supinación, hasta ser sólo flexora una vez alcanzado el máximo de pronación.

---

### FLEXOR CARPI RADIALIS

El *flexor carpi radialis*, nuestro "palmar mayor", tiene su origen típico epitrocleano y en los septos de los músculos limitantes. Se dispone más o menos oblicuo al eje del miembro. La parte carnosa proximal origina un largo y fuerte tendón que va a insertarse en la base del metacarpiano II o del III, en su cara palmar, de forma bastante variable en un mismo Orden: más frecuentemente en el II, frecuentemente en el II y III, a veces sólo en el III. Es, por lo tanto, en los Mamíferos, un músculo húmero-metacarpal.

La acción primaria del músculo, como indica su nombre, es doblar la mano sobre el antebrazo. La acción secundaria es doblar el antebrazo sobre el brazo, en el caso de que se mantenga rígida la mano, o una vez completada la flexión, si la amplitud de la contracción es superior al desplazamiento experimentado por el lugar de la inserción del tendón durante la flexión.

Además, típicamente es un músculo pronador, ya que su origen está desplazado del eje del miembro hacia el lado cubital, mientras su inserción lo está hacia el lado radial. La intensidad de esta acción depende de la configuración del miembro, es decir, del ángulo en que el músculo sea oblicuo respecto al eje.

En las manos mesaxónicas y con inserción del *flexor carpi radialis* en el metacarpiano II, como es la del hombre, este músculo es también abductor de la mano, ya que tiende a desplazarla en sentido radial.

---

La mano de los escelidoterios, mesaxónica, amplia y rígida hasta la 3ª falange, presenta movimientos de flexión y abducción. Las caras palmares de los metacarpianos II y III son extensas, rugosas, ensanchadas en su parte proximal; en ambas podía fijarse un tendón fuerte, sin que se pueda precisar si era sencillo o doble.

La acción principal del músculo debía ser la flexora de la mano y del antebrazo, muy importante en los escelidoterios, aunque existen otros potentes músculos flexores.

Las acciones pronadora y abductora también serían considerables en un miembro tan ensanchado, si la inserción se realizaba sólo en el dedo II, y menos importantes si, además, existía un tendón para el metacarpiano III. Al ser el músculo bastante oblicuo al eje del miembro en supinación, la acción abductora no se efectuaría hasta que se iniciase la pronación, y sería máxima al término de la misma, cuando el músculo se situase casi paralelo al eje del miembro.

En cualquier caso, también existen otros músculos más importantes para asegurar estas acciones.

En suma, el *flexor carpi radialis* debía estar bien desarrollado en los escelidoterios, con las características anatómicas y fisiológicas típicas de los mamíferos.

---

PALMARIS LONGUS EXTERNUS

Los músculos de la cara ventral del antebrazo y de la mano plantean diversos problemas, algunos muy "clásicos" en la Miología Comparada. Uno de ellos es la teórica posible existencia de tres músculos *palmares longi*: el *palmaris longus radialis*, el *p. l. intermedius*, y el *p. l. cubitalis*, hipótesis fundada sobre todo en la innervación.

Ahora bien, este problema de la Anatomía Comparada deja de ser relevante en la Anatomía Funcional, ya que no se conoce ningún caso entre los Mamíferos en el que coexistan los teóricos *p. l. radialis* y *p. l. intermedius*. Por esto se aceptan en este trabajo las denominaciones "*palmaris longus externus*" y "*p. l. internus*", que soslayan el problema de la Anatomía Comparada de estos músculos. Por lo demás, los datos de un fósil poco podrían ayudar a resolver este problema, y nada hay en los escelidoterios que los aparte de la normalidad mammaliana.

---

El *palmaris longus externus*, nuestro "palmar menor", es un músculo poco importante. Tiene su origen en la epitroclea y en los septos del *flexor carpi radialis* y del *flexor digitorum superficialis*. La parte proximal, musculosa, origina un largo tendón que se inserta en la aponeurosis palmar superficial, a veces después de subdividirse en dos.

Su acción, además de tensar la aponeurosis, es doblar la mano sobre el antebrazo. Es también, por lo tanto, un músculo flexor de la mano.

---

El único dato directo que aporta el miembro óseo de los escelidoterios sobre este músculo es su inserción de origen, bien marcada, con los demás músculos epitrocleanos. Ahora bien, otros rasgos del miembro pueden orientar en la interpretación del músculo.

En primer lugar, la amplitud de la mano. En consecuencia, la función específica del músculo, que es tensar la aponeurosis palmar, resulta importante, y justificaría la presencia de un músculo con un desarrollo notable en el conjunto de los mamíferos.

En segundo lugar, la importancia de la acción flexora en la mano de los escelidoterios, como se estudiará en la Anatomía Funcional de la extremidad. Por lo tanto, resulta natural un buen desarrollo de todos los músculos flexores.

En tercer lugar, la amplitud del zeugopodio, que permite la cómoda disposición de todos los músculos.

Por todo ello, resultaría extraña la falta de este músculo. Debía existir, con un desarrollo relativamente importante, que sería el normal para su acción específica.

Se puede considerar si tendría un desarrollo mayor, actuando entonces también como flexor de la mano. El origen epitrocleano y la amplitud del zeugopodio permitirían la existencia de un músculo mayor, pero no está justificada su necesidad funcional, dada la existencia y desarrollo de los demás músculos flexores, mucho más importantes, que garantizan plenamente esta función. Ahora bien, como es normal en los mamíferos, el *p. l. externus* contribuía también a la flexión de la mano.

Se hará referencia de nuevo a este músculo cuando se considere el *palmaris longus internus*.

---

### FLEXOR DIGITORUM SUPERFICIALIS

Este músculo, llamado también *flexor digitorum sublimis*, tiene un origen humeral, en la parte externa de la epitróclea, bajo el *palmaris longus internus*. Ahora bien, a este origen típico se puede añadir un origen cubital y un origen radial, llegando a formarse un músculo muy ancho y aplanado, como es el caso del hombre.

La masa carnosa, sea cual sea su forma, origina uno o varios tendones primarios que se subdividen en varios tendones secundarios para un número variable de dedos, en los mamíferos pentadáctilos. La distribución más común es un tendón para cada uno de los dedos II a IV, o bien para los dedos II a V; a veces un mismo género presenta ambas disposiciones. Es excepcional la presencia de tendones para los cinco dedos.

La inserción típica se realiza en la 2ª falange, de una forma característica: el tendón se abre en Y en su extremo y deja pasar debajo al tendón del *flexor digitorum profundus*. Son los tendones flexores "perforado" y "perforante", respectivamente.

La interpretación de los músculos epitrocleanos en sí mismos y en su relación con los músculos del grupo profundo, es un problema clásico en la Anatomía Comparada. Desde luego, no afecta de manera directa a este estudio; pero hay que recordar el dato de que parece existir una cierta incompatibilidad entre el *flexor digitorum superficialis* y el componente epitrocleano del *flexor digitorum profundus*, indiferenciables en su origen. Según esta incompatibilidad, uno de los músculos se desarrolla a expensas del otro, con el cual, además, se encuentra fusionado durante un trayecto más o menos largo.

En el caso de los Xenartros, la fusión es total en *Bradypus*, que presenta, por tanto, un solo músculo, el *flexor digitorum profundus*, con un único tendón en cada dedo, el perforante. En *Choloepus* la fusión es total en la masa carnosa, pero de ella se destacan dos tendones, perforado y perforante, para cada dedo.

Dadas las estrechas relaciones de ambos músculos *flexores digitorum*, se hará una interpretación conjunta de ellos al estudiar el *flexor digitorum profundus*.

---

#### EPITROCHLEO-ANCONIUS

Este músculo, pequeño y poco importante, existe normalmente en los mamíferos pentadáctilos. Se origina en la epitróclea, y se inserta en el borde posterior-interno de la apófisis olecraneana. Con esta disposición sería un músculo extensor del antebrazo, pero normalmente es tensor de la fascia, impidiendo que sea pinzada durante la extensión.

Se puede citar que, en Primates, falta en algunos Prosimios; está presente en los Simios, con olécranon bien desarrollado; y tiende a desaparecer en los Antropomorfos. En el hombre queda reducido a una banda fibrosa, no muscular.

El *epitrochleo-anconeus* presenta a veces una relación estrecha con el *flexor carpi ulnaris*, como se dirá al considerar este músculo.

Ningún carácter del miembro óseo de los escelidoterios es específicamente atribuible a este músculo, y nada induce a atribuirle alguna particularidad más o menos excepcional en los mamíferos. Parece natural admitir su existencia, con el modesto desarrollo y función normales en los mamíferos.

### FLEXOR CARPI ULNARIS

Este músculo, el más externo (en relación con el eje del miembro) del grupo epitrocleano, es fundamentalmente un músculo húmero-carpal, con origen en la epitróclea e inserción en el pisiforme, situado en el borde cubital del antebrazo; pero este esquema básico presenta importantes variantes en su origen y en su inserción.

A la cabeza epitrocleana típica, originada en el tendón epitrocleano y en los septos de los músculos vecinos, se añade una segunda cabeza cubital sobre el borde interno del olécranon, que puede extender su origen más o menos extensamente por la región sigmoidea y la diáfisis. Entre estas dos cabezas pasa el nervio cubital.

Se advierte inmediatamente que las áreas de origen epitrocleana y olecraneana coinciden con las de origen e inserción del *epitrochleo-anconeus*, por lo que a veces este músculo ha sido considerado como una porción destacada del *flexor carpi ulnaris*.

En algunos casos (ciertos Insectívoros, Roedores, *Hylobates*) falta la cabeza humeral.

La inserción típica sobre el pisiforme se puede extender, además, al metacarpiano V, al unciforme o al metacarpiano IV. La interpretación de estas inserciones llevó a algunos anatomistas a considerar al pisiforme como un sesamoideo del tendón del *flexor carpi ulnaris*, interpretación que no es seguida en la actualidad.

La acción de este músculo es doblar la mano sobre el antebrazo. Simultáneamente tiende a desplazar la mano en sentido cubital, por lo que es adductor de la mano; y puede tener también acción supinadora.

Por lo tanto, como músculo flexor es complementario del *flexor carpi radialis*, pero es antagonista de éste en las otras acciones, por la diferencia de inserción a uno y otro lado del eje del miembro. En autopodios con articulación móvil en cualquier plano respecto al zeugopodio, la acción específica de cada uno de estos músculos puede resultar importante. La independencia de la contracción se ve facilitada por la diferente inervación de ambos músculos, por el nervio mediano en un caso, y por el cubital en el otro.

---

Para interpretar este músculo en los escelidoterios, son válidas las consideraciones anatómicas y fisiológicas que se han hecho a propósito del *extensor carpi ulnaris*, especialmente las derivadas de la forma de apoyo en la marcha cuadrúpeda.

En relación con el *flexor carpi ulnaris*, hay que considerar estos rasgos de la extremidad:

- a) Marcado origen epitrocleano y cubital.
- b) Pisiforme notablemente desarrollado, bastante saliente en sentido palmar.
- c) Gran importancia de las acciones flexora, adductora y supinadora en la mano de los escelidoterios.

Por todo ello, se puede deducir que el *flexor carpi ulnaris* tenía un notable desarrollo en los escelidoterios, acorde con la importancia de la acción adductora, que estaba encomendada, sobre todo, a los dos músculos *flexor y extensor carpi ulnaris* (nuestros "cubital anterior" y "posterior", respectivamente, con características similares a las de los escelidoterios).

Igualmente importante era la acción flexora, facilitada por la disposición saliente del pisiforme.

En cuanto a la acción supinadora, parece que el músculo tendría esta función con eficacia apreciable sólo a partir de la máxima pronación, para ir disminuyendo su intensidad al aumentar la supinación.

---

#### PALMARIS LONGUS INTERNUS

Este pequeño músculo, llamado también *palmaris longus ulnaris*, suele presentar estrechas afinidades con el *flexor carpi ulnaris*, hasta resultar indistinguible de éste.

En su forma primitiva tiene origen epitrocleano e inserción en la aponeurosis palmar, en las proximidades del pisiforme.

Sobre sus características en los escelidoterios, se pueden aplicar a este músculo, en principio, las consideraciones que se han hecho sobre el *palmaris longus externus*, que se resumen en la posibilidad de su



existencia y en la necesidad de su función. Tampoco aporta el miembro óseo de los escelidoterios algún dato específico sobre el músculo, aparte de su origen normal.

Ahora bien, éste es un caso distinto al del *palmaris longus externus*, por la poca importancia del músculo en general, y por su tendencia a incorporarse al *flexor carpi ulnaris*, al que se ha atribuido un desarrollo notable en los escelidoterios.

No es posible decidirse por su presencia o ausencia en los escelidoterios. La necesaria función de tensar la aponeurosis palmar podía estar realizada sólo por el *palmaris longus externus*, que podría presentar un tendón distal dividido, para mayor eficacia. En este caso, el *palmaris longus internus* se habría fusionado con el *flexor carpi ulnaris*.

Ahora bien, dada la amplitud de la mano y el desarrollo del pisiforme, bastante saliente, no resulta superflua una segunda tensión de la aponeurosis en las proximidades del pisiforme. En este caso, podría existir el *p. l. internus*, independiente en la inserción, y más o menos fusionado con el *flexor carpi ulnaris* en una cierta extensión.

---

#### PRONATOR QUADRATUS

Este músculo, presente en casi todos los mamíferos pentadáctilos, adquiere un desarrollo muy variable, que nunca llega a ser importante.

Es un músculo aplanado, cuyas fibras se originan y se insertan en una extensión más o menos grande de los bordes interóseos del cúbito y del radio, en disposición aproximadamente transversal, a veces algo inclinadas en sentido radial-cubital o cubital-radial. Por lo tanto, origen e inserción son indiferenciables anatómicamente.

En los diversos casos, el músculo puede ocupar la totalidad del espacio interóseo (Félidos, Cánidos) o una cierta extensión proximal, pero más frecuentemente ocupa una cierta extensión distal, a veces (casi todos los Primates) la cuarta parte distal. También puede estar reducido o faltar (Folidotos).

La eficacia de la acción pronadora del músculo está en función de la longitud de sus fibras, es decir, de que éstas se originen en uno u otro hueso a mayor o menor distancia del borde. Además, el músculo

actúa como ligamento activo interóseo, lo cual es patente en los zeugopodios incapaces de prono-supinación.

---

No faltaría este músculo en el miembro de los esclidoterios, que presenta movimientos de prono-supinación.

En efecto, se ha atribuido en este trabajo al *pronator quadratus* unas bien marcadas inserciones en la mitad distal del cúbito y radio, que no son terminales porque ambos huesos presentan prolongaciones articulares. Queda, no obstante, un área de inserción bastante amplia. Ahora bien, la escasa distancia entre ambas inserciones impide la presencia de una masa carnosa considerable. En consecuencia, la acción pronadora sería también moderada.

Sin embargo, las inserciones son muy marcadas, más de lo que parece exigir el escaso volumen del músculo. La interpretación correcta de este rasgo puede estar en la función del músculo como ligamento interóseo distal. Como se indicará a propósito de la locomoción de los esclidoterios, la articulación autopodio-radial es la que soporta el peso del animal durante la marcha cuadrúpeda, mientras que es el cúbito el hueso que presenta la estructura adecuada para soportar una fuerte tensión según el plano sagital. Por lo tanto, es necesario que exista una estructura anatómica que transfiera esta tensión del radio al cúbito, y ésta es, específicamente, el ligamento interóseo.

En este sentido, el propio ligamento debía ser muy potente y diferenciado, suficiente por sí mismo para asegurar la unión; pero no resulta superfluo un refuerzo distal del mismo. Ahora bien, para esta función son más útiles las fibras tendinosas que las carnosas.

Con estas consideraciones, parece preferible atribuir a los esclidoterios un *pronator quadratus* de un desarrollo normal mammaliano en la parte distal del zeugopodio, más tendinoso que carnoso y, por consiguiente, con mayor función como ligamento, más o menos activo, que la función activa pronadora.

---

FLEXOR DIGITORUM PROFUNDUS  
y FLEXOR POLLICIS LONGUS

El flexor profundo de los dedos, llamado también "flexor común profundo" o "flexor perforante", es el principal componente del grupo profundo. Siempre es importante. Es un músculo complejo, con una interesante anatomía comparada y variadas formas adaptativas funcionales.

Se señalan, en los mamíferos pentadáctilos, las variantes que puedan servir de referencia en la interpretación del miembro de los escelidoterios.

Por diferencias en su situación, relaciones e inervación, se pueden señalar hasta cinco cabezas de origen: tres humerales epitrocleares, superficiales (*condylo-radialis*, *condylo-centralis* y *condylo-cubitalis*); y dos profundas, una radial y otra cubital. Esta disposición, aunque bien conocida (perro, gato, erizo), no es frecuente; normalmente, las cabezas humerales son sólo dos o una. En Primates falta el origen humeral, sustituido por escasas fibras con origen en el septo muscular o bien, inconstantemente, por un haz accesorio epitroclear de poca importancia.

El músculo formado a partir de estas cabezas termina en un grueso tendón primario que corre por el canal carpal. De él se destaca una rama para el pulgar y, posteriormente se divide en cuatro tendones secundarios, los tendones perforantes, que se insertan en la base de la cara palmar de la falange ungueal, lo mismo que el del pulgar. Puede ocurrir (*Homo*) que la individualización de los tendones se produzca antes del canal carpal. Es frecuente, además, que se establezcan conexiones entre los tendones perforante y perforado, que son los *interflexores*.

A veces la separación del tendón del pulgar se extiende a una parte más o menos extensa de la parte distal del músculo, en su parte radial, inervada por el nervio mediano: es el *flexor pollicis longus*. Sólo en el hombre puede ser considerado como un músculo independiente del *flexor digitorum profundus*, que origina los tendones para los cuatro dedos restantes, y que está inervado por el mediano y por el cubital.

La atrofia de algún dedo conlleva la pérdida del tendón correspondiente.

Finalmente, hay que hacer constar de nuevo la gran variabilidad de los flexores profundos y superficiales, y de sus relaciones mutuas.

La acción del flexor profundo consiste en doblar la falange ungueal sobre la anterior; luego, sucesivamente, va doblando las articulaciones que existan hasta el origen, como se dijo a propósito de la extensión. Depende de la configuración del autopodio cuál de estas flexiones o extensiones resulten más importantes.

---

Se van a considerar cuáles serían las características de ambos músculos flexores comunes de los dedos en los escelidoterios. Se hace conjuntamente para los dos músculos, ya que se utilizan los mismos datos para ambos.

En el miembro de los escelidoterios, los caracteres más importantes para la interpretación de los *flexores digitorum* son:

1.- La amplia movilidad de la falange 3ª, unida a la escasa movilidad de las falanges 2ª y 1ª, y del metacarpiano.

2.- Los únicos dedos móviles son el II y III.

3.- Es muy señalada la inserción del tendón flexor, en la parte distal del área palmar: es un área extensa, redondeada, rugosa, y situada a considerable distancia del borde de la articulación. Esto hacía que, en la flexión, el tendón recorriese una distancia relativamente grande, y se separase bastante de las falanges y del metacarpiano.

4.- El zeugopodio de los escelidoterios tendría un fuerte ligamento interóseo medio, que podía ser origen de fibras musculares.

5.- Hay que tener presentes, además, todos los rasgos de la mano y del miembro de los escelidoterios que se vienen considerando en el estudio de los demás músculos.

De todos ellos, se puede deducir:

1.- Nada hace suponer que existiese una porción especialmente diferenciada de los músculos flexores comunes para el dedo I. El tendón

de este dedo sufriría el mismo proceso de reducción que las falanges: existiría en *Scelidodon*, y faltaría en *Scelidothorium*.

2.- En los dedos IV y V, con falanges atróficas anatómica y funcionalmente, estos músculos no serían propiamente *flexores digitorum*; a lo sumo, podrían ser flexores de la mano.

3.- La gran movilidad y el gran desarrollo de la falange ungueal de los dedos II y III exige un potente *f. d. profundus*, único músculo que realiza la flexión de la falange.

4.- El tendón perforante, además de ser muy fuerte, tenía que ser muy móvil, dada la rigidez de toda la palma de la mano. Por esta rigidez, el tendón se tenía que desplazar en cualquier punto de la palma de la mano tanto como se desplazase la inserción en la 3ª falange.

Como se ha señalado, este desplazamiento era grande.

5.- Por la misma rigidez de la mano, la inserción típica del tendón perforado en la 2ª falange de los dedos II y III no tendría utilidad para la flexión del dedo.

6.- La existencia de la inserción del tendón perforado en la 2ª falange exigiría en los esclidoterios la presencia de los dos músculos *flexores digitorum* independientes.

En efecto, la contracción de la 3ª falange se hace con un extenso recorrido del tendón perforante, supuesta fija la mano en cualquier posición; por el contrario, el recorrido del tendón perforado sería nulo. Funcionalmente, una única contracción muscular no podría afectar tan diversamente a los dos tendones, a no ser que el tendón perforado sólo se tensase cuando hubiera terminado la flexión de la 3ª falange, y el músculo empezase a actuar como flexor de la mano.

Esta disposición no parece que haya sido la de los esclidoterios, que no tienen necesidad de utilizar uno de los *flexores digitorum* como flexor exclusivo de la mano, por el buen desarrollo de otros músculos flexores, y sí necesitan un buen flexor de la falange ungueal, tanto más eficaz cuanto más independiente, el cual, además, sería flexor de la mano una vez completada la flexión de la falange.

7.- Por todo ello, debería existir un único *flexor digitorum*, el *profundus*, con un único tendón, el perforante.

8.- El origen del músculo sería el más general en los mamíferos: un origen epitroclear, más bien sencillo que doble; un origen cubital; y otro radial, ambos conectados por las fibras con origen en el ligamento interóseo. Queda así un músculo muy amplio.

9.- La cortedad del zeugopodio no permite que el músculo sea largo, pero tampoco impide, dada su amplitud, que sea muy potente.

---

### MÚSCULOS PROPIOS DE LA MANO

El conjunto de los denominados "músculos de la mano" en la Anatomía Humana, denominación descriptiva originariamente, comprende de hecho los músculos del autopodio en sentido estricto, es decir, los músculos que tienen su origen e inserción en el propio autopodio. Son siempre poco importantes cuantitativamente en su participación en los movimientos del autopodio, que se realizan sobre todo por músculos con origen en el estilopodio o zeugopodio, si bien estos músculos principales están presentes en el autopodio sólo por sus tendones de inserción.

Con la excepción señalada de los *extensores breves digitorum manus*, dorsales, todos los demás músculos de la mano están situados en la cara palmar o en los espacios intermetacarpales.

Sus acciones sirven para reforzar las de otros músculos o para orientar el autopodio para una mayor eficacia de los músculos principales; en suma, funciones accesorias en la anatomía funcional, como norma general.

Un desarrollo muscular de cierta importancia y unas funciones cualitativamente destacadas en los movimientos de la mano se presenta en bastantes primates, y en especial en el hombre, en el que estos músculos contribuyen en buena medida a la gran riqueza de movimientos de la mano, y en particular del pulgar.

La Miología Comparada presenta problemas de gran interés sobre la embriología, inervación, homologías y homotipias de estos músculos; todos ellos quedan fuera de un estudio de anatomía funcional en un grupo fósil. Este trabajo se limitará a señalar las características fundamentales de estos músculos en los mamíferos pentadáctilos, para intentar deducir sus rasgos en los escalidoterios.

Dada la gran variabilidad de estos músculos y su escasa relación con los elementos esqueléticos, este estudio sólo pretenderá esbozar una visión de conjunto de la musculatura de la mano que sea coherente con todos los caracteres anatómicos y funcionales que se vienen considerando, siempre en términos muy generales, y a sabiendas de que todo ello no es más que una aproximación a la que era la real anatomía de los escelidoterios.

Para hacer la descripción, la cómoda agrupación de estos músculos en tres regiones, útil en la Anatomía Humana (músculos de la eminencia tenar, de la eminencia hipotenar, de la palma de la mano), prescinde de la Anatomía Comparada, y no es generalizable a los mamíferos pentadáctilos. Este estudio seguirá simplemente el criterio de la situación de estos músculos, de más superficial a más profunda, en la cara palmar.

Finalmente, hay que hacer constar un cambio en la terminología descriptiva, tomada, como en otros casos, de la Anatomía Humana, pero perfectamente apta para la mano de los escelidoterios, también pentadáctila y mesaxónica: "abducción" y "adducción" de los dedos significa alejamiento o acercamiento al plano principal de la mano, respectivamente, no desplazamiento en sentido radial o cubital.

---

### PALMARIS BREVIS

Este pequeño músculo superficial, llamado también "palmar cutáneo", tiene su origen e inserción en la aponeurosis de la palma de la mano. Nunca es un músculo importante en los mamíferos.

Situado inmediatamente debajo de la piel, su acción es plegarla, acompañando a otros movimientos de la mano.

Como prueba de su escasa importancia está el hecho de que en el hombre, con una mano excepcional, la contracción de este músculo no está sometida a la voluntad. No obstante, es un músculo muy constante.

La mano ósea de los escelidoterios no ofrece ningún dato directo sobre este músculo. Ahora bien, como se consideró a propósito de los músculos epitrocleanos tensores de la aponeurosis palmar, los *palmares longi*, seguramente existía el *palmaris brevis* en una mano tan amplia, aunque su acción no fuese importante.

### FLEXOR BREVIS MANUS

Este músculo, llamado también *flexor digitorum brevis manus*, presenta estrechas afinidades con el *flexor digitorum superficialis*, del que viene a resultar complementario.

Tiene su origen, según los casos, en la aponeurosis palmar, en el ligamento anular superficial del carpo, y en el pisiforme. Forma uno o varios tendones, que se fusionan con los flexores superficiales o perforados.

La disposición más frecuente es que el músculo sea simple y forme un solo tendón, generalmente para el dedo V (muchos Insectívoros, Marsupiales, *Manis*), a veces para el II o IV, nunca para el III; a veces forma dos tendones (para el IV y V, en bastantes Carnívoros).

Este músculo ha desaparecido en muchos mamíferos, entre ellos muchos Marsupiales, en los Quirópteros, Tálpidos, Roedores y Primates.

Ningún dato directo nos aporta la mano ósea de los escelidoterios en relación con este músculo, tan variable en los mamíferos, y nunca importante. Parece que no existiría, de acuerdo con las mismas consideraciones que han llevado a admitir la pérdida del *flexor digitorum superficialis*, al que tendría que estar asociado.

---

### ABDUCTOR POLLICIS BREVIS

Este músculo, de situación superficial, se puede originar en el escafoides, prepollex, ligamento anular del carpo, y en el tendón del abductor largo; se inserta en la base de la 1ª falange del pulgar. Es poco importante en los movimientos del pulgar.

En los escelidoterios, de pulgar regresivo, sería irrelevante en los casos de extrema reducción, y de muy poca importancia en los demás.

---



### ABDUCTOR MINIMI DIGITI

Este músculo, superficial, aunque esté cubierto por la aponeurosis palmar y por el palmar cutáneo, es frecuentemente el más importante de los músculos intrínsecos de la mano.

Tiene su origen en el pisiforme, en el ligamento anular y en el tendón del *flexor carpi ulnaris*, según los casos. Se inserta en la base de la falange 1ª, y también en la cápsula de la articulación metacarpo-falángica o en los sesamoideos, si existen.

Su nombre, abductor, no expresa claramente su acción. En efecto, en las manos con dedo V bien desarrollado, como es el caso del hombre, su acción consiste en apartar al dedo del eje del miembro, pero aproximándolo a la mitad palmar del plano principal axial de la mano; es decir, lo aparta del plano frontal y lo acerca al plano axial, siendo predominante esta segunda acción, que es adductora. Por este motivo, los anatomistas clásicos de la escuela francesa lo denominan "adductor del dedo meñique". Además, el músculo es flexor de la primera falange.

---

El dedo V de los escelidoterios no tiene apenas movilidad; con falanges atróficas, sólo el metacarpiano admite ligeros desplazamientos.

Además, el apoyo de la mano en el suelo en semipronación tiende a mover el dedo V en el mismo sentido en que lo haría el *abductor minimi digiti*.

Por lo tanto, este músculo no resulta necesario en su forma típica, y podría no existir.

---

### LUMBRICALES

Estos pequeños músculos toman su nombre del aspecto vermiforme que presentan en el hombre.

Se originan en el trayecto metacarpal de los tendones del *flexor digitorum profundus*, y se sitúan entre ellos. Cada músculo consta así de dos mitades, originada cada una de ellas en los dos tendones entre los cuales se halla situado. Esta es la disposición típica, que se da en los tres lumbricales situados entre los metacarpianos II a V. Si existe un

lumbrical más, entre los dedos I y II, se origina sólo a partir del tendón del II.

En cualquier caso, el músculo, a nivel de la articulación metacarpo-falángica, forma un tendón que rodea al dedo por su borde radial y va a fundirse con el tendón extensor o con la aponeurosis falángica. Su acción, en general, es extensora de los dedos.

Existen tres lumbricales, como caso más general; a veces cuatro, como en la mayoría de los primates y en el hombre. Hay señaladas multitud de variantes, incluso lumbrical del pulgar.

Según sea la configuración de la mano y las conexiones con otros músculos, la acción extensora de los lumbricales puede verse modificada. Así, en el hombre, la conexión de los tendones de los lumbricales con los de los interóseos les confiere una acción muy particular: son flexores de la 3ª falange, y extensores de la 2ª y 1ª.

---

Parece natural que existiesen dos *lumbricales* en la mano de los escelidoterios, para los dedos II y III, que poseen potentes tendones flexor y extensor; estos músculos tendrían la disposición y función normales en los mamíferos, y podrían tener un desarrollo relativamente importante, dada la amplitud de la mano, especialmente la resultante de la divergencia de los metacarpianos y dedos centrales. Nada se puede precisar sobre sus características, ni sobre la posible existencia de otros *lumbricales*.

---

#### ADDUCTORES BREVES o CONTRAHENTES

Estos pequeños músculos forman una capa muscular que se sitúa entre los tendones flexores profundos y los músculos interóseos, separados de éstos por la rama profunda del nervio cubital.

En los mamíferos pentadáctilos de mano mesaxónica, como son los escelidoterios, los contrahentes son cuatro, uno para cada dedo excepto el III. Tienen su origen en la parte proximal de los metacarpianos, a veces también en el carpo, y su inserción en la base de la 1ª falange, en el lado que mira al dedo III. El contrahente 1º recubre al 2º y, frecuentemente, el 5º al 4º.

La acción específica es adductora de los dedos afectados.

Las variantes más importantes se dan en relación con la oponibilidad del pulgar, que puede llevar a la subdivisión del músculo en un "adductor oblicuo" y un "adductor transverso del pulgar" (*Homo*); y en relación con el cambio del eje de la mano del dedo III al dedo IV (ectaxonia). Ninguna de estas tendencias se presenta en los escelidoterios.

Por lo demás, el pequeño tamaño de estos músculos, su escasa funcionalidad, su tendencia frecuente a una involución aponeurótica y, de hecho, su fácil confusión con los interóseos, han hecho que su estudio esté aún incompleto.

---

Los escasos movimientos de adducción que presentan los dedos de los escelidoterios no parecen indicar un buen desarrollo de estos músculos.

Sin embargo, la amplia palma de la mano, con metacarpianos II a V divergentes, prolongados dos de ellos por grandes dedos, y con apoyo en semipronación, requiere fuertes ligamentos, cuya función, en parte, podrían realizar los *contrahentes*, que presentarían sus fibras musculares más o menos transformadas en fibras tendinosas.

---

### INTEROSSEI

Son los músculos más profundos de la mano. Se sitúan a ambos lados de los metacarpianos, con origen en éstos e inserción en las primeras falanges. Se disponen en dos capas, denominadas "palmar" y "dorsal", con términos tomados de la Anatomía Humana; ambas son morfológicamente ventrales e interóseas, más profunda la dorsal y, por lo tanto, visible en norma dorsal.

Se admite como disposición originaria la presencia de dos interóseos palmares por dedo, uno a cada lado del metacarpiano correspondiente, con función flexora y adductora. En cuanto a los interóseos dorsales, con función extensora y abductora, la disposición originaria sería uno por cada dedo lateral en el lado externo de los metacarpianos según el eje funcional de la mano, mientras que el dedo axial presenta dos interóseos (dedo III o IV en mesaxónicos o ectaxónicos).

Las variaciones en la disposición y número de estos músculos son, simplemente, indefinidas.

Su función, normalmente, es muy poco importante. Sólo en manos de gran riqueza de movimientos (Primates), los interóseos de los dedos I y V pueden adquirir un desarrollo de cierta importancia (músculos "oponentes" y "flexores cortos" de la eminencia tenar e hipotenar en el hombre). Sin embargo, hay que hacer constar que, a pesar de su poca importancia funcional, son músculos muy constantes, más que los *contrahentes*.

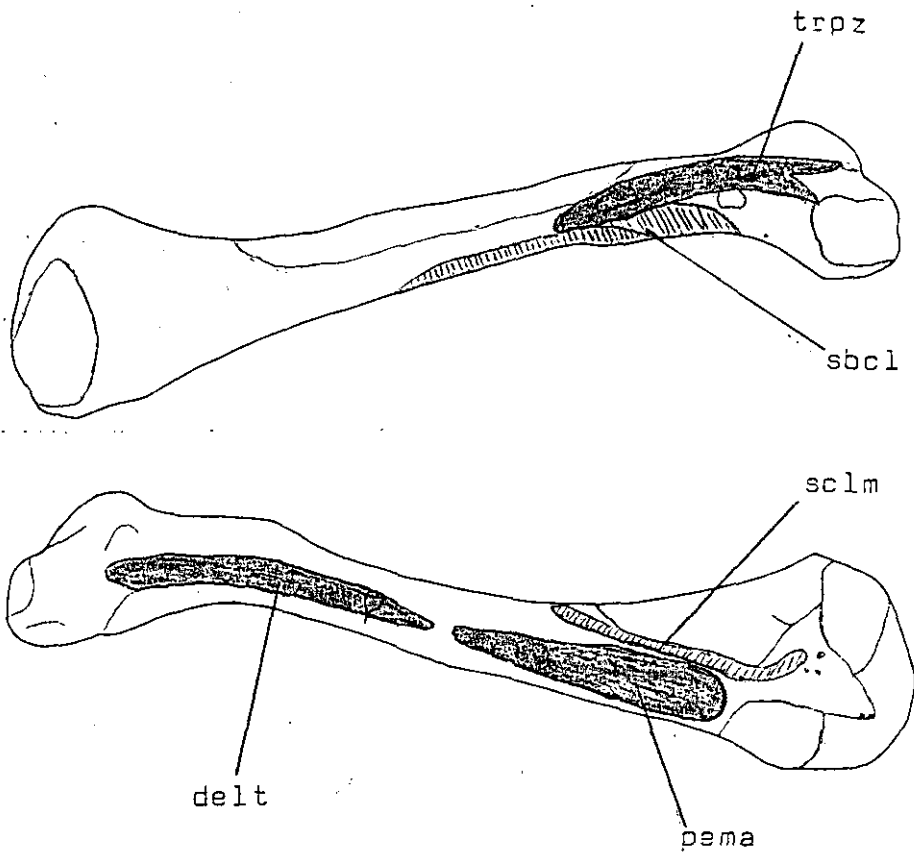
---

La mano de los escelidoterios presenta espacio suficiente para la disposición de los interóseos, pero la 1ª falange presenta escaso movimiento. No existirían, por lo tanto, en la forma típica mammaliana.

Sin embargo, como se ha indicado a propósito de los *contrahentes*, la necesidad de fuertes conexiones en una mano tan amplia y sometida a fuertes tensiones inclina a pensar que existirían los interóseos, con función de ligamentos más o menos activos, ya que la 1ª falange sólo presenta movimientos mínimos de flexión-extensión y abducción-adducción.

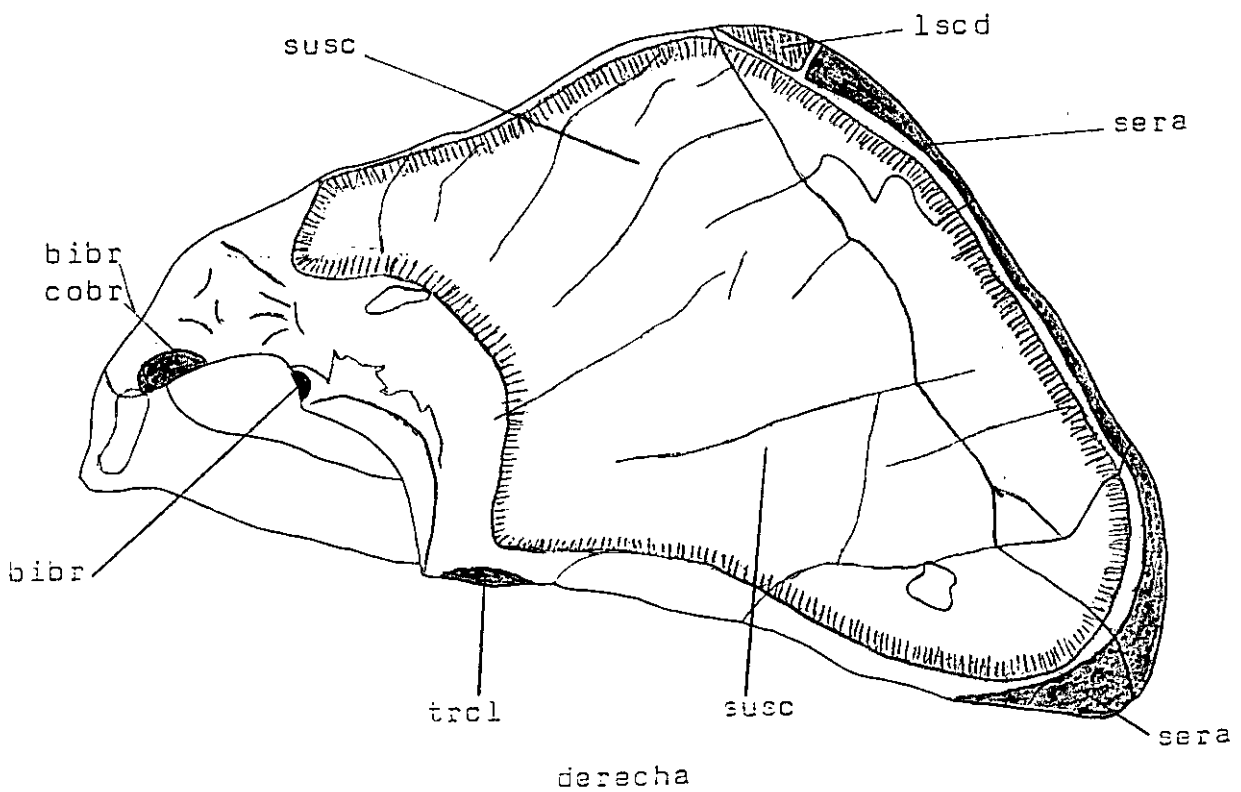
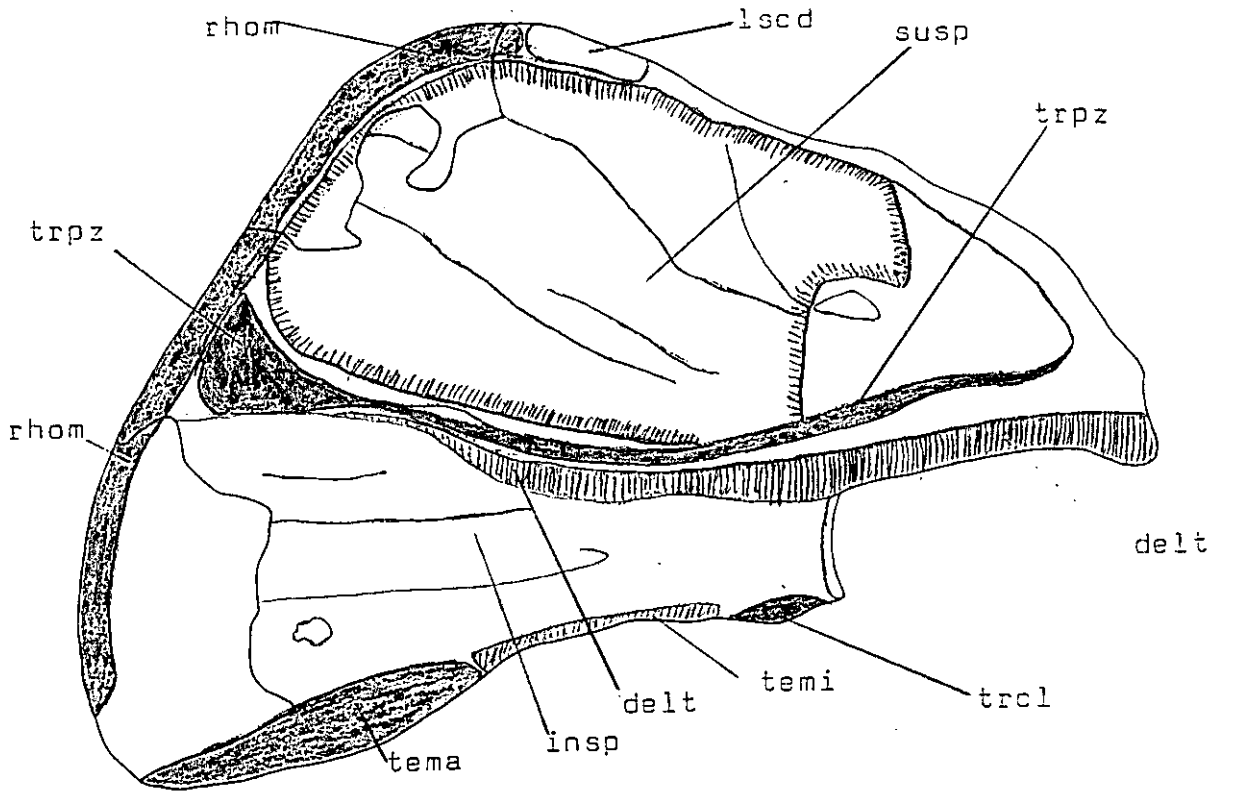
B) - INSERCIONES MUSCULARES

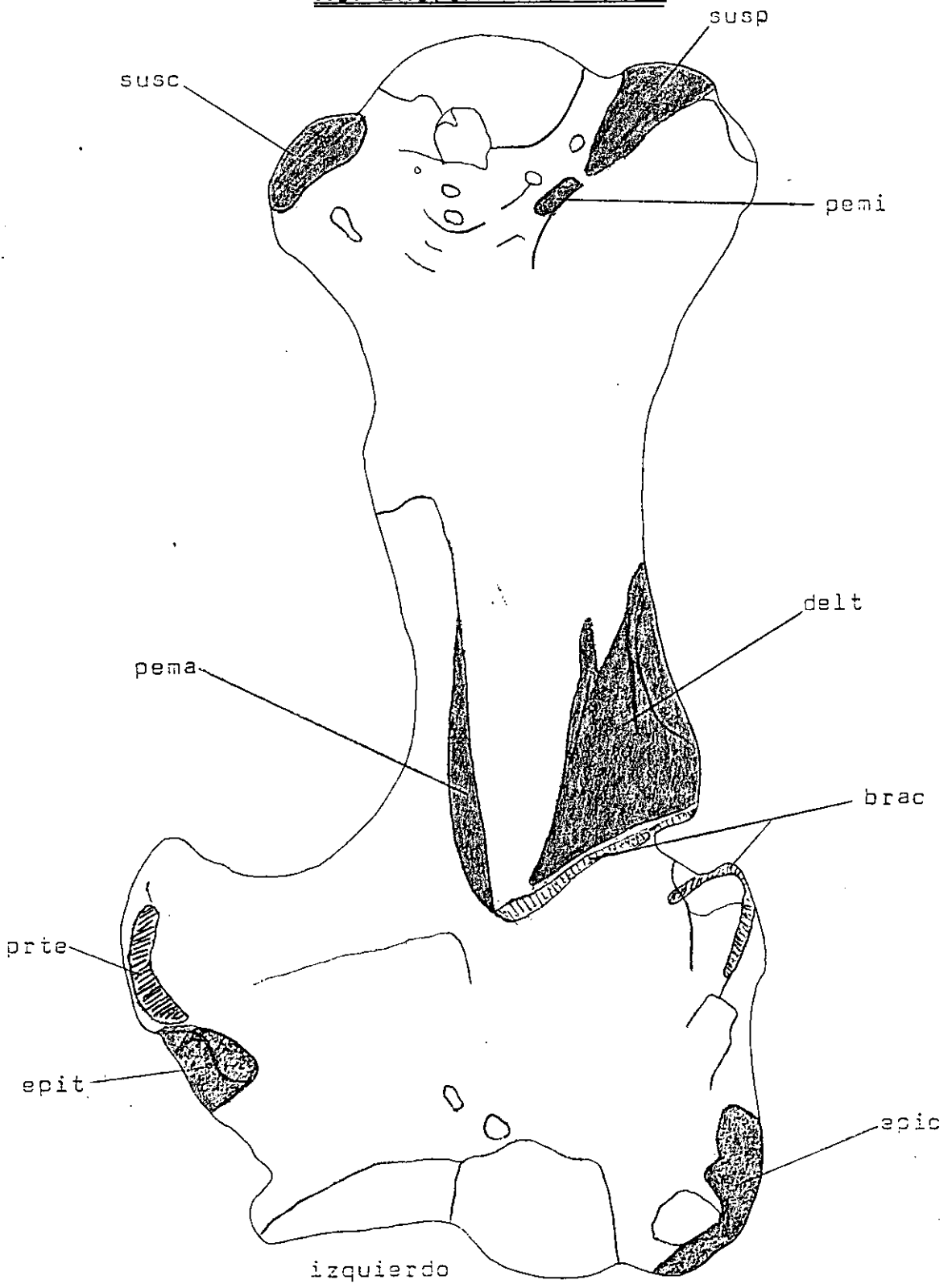
CLAVÍCULA, CARAS SUPERIOR E INFERIOR

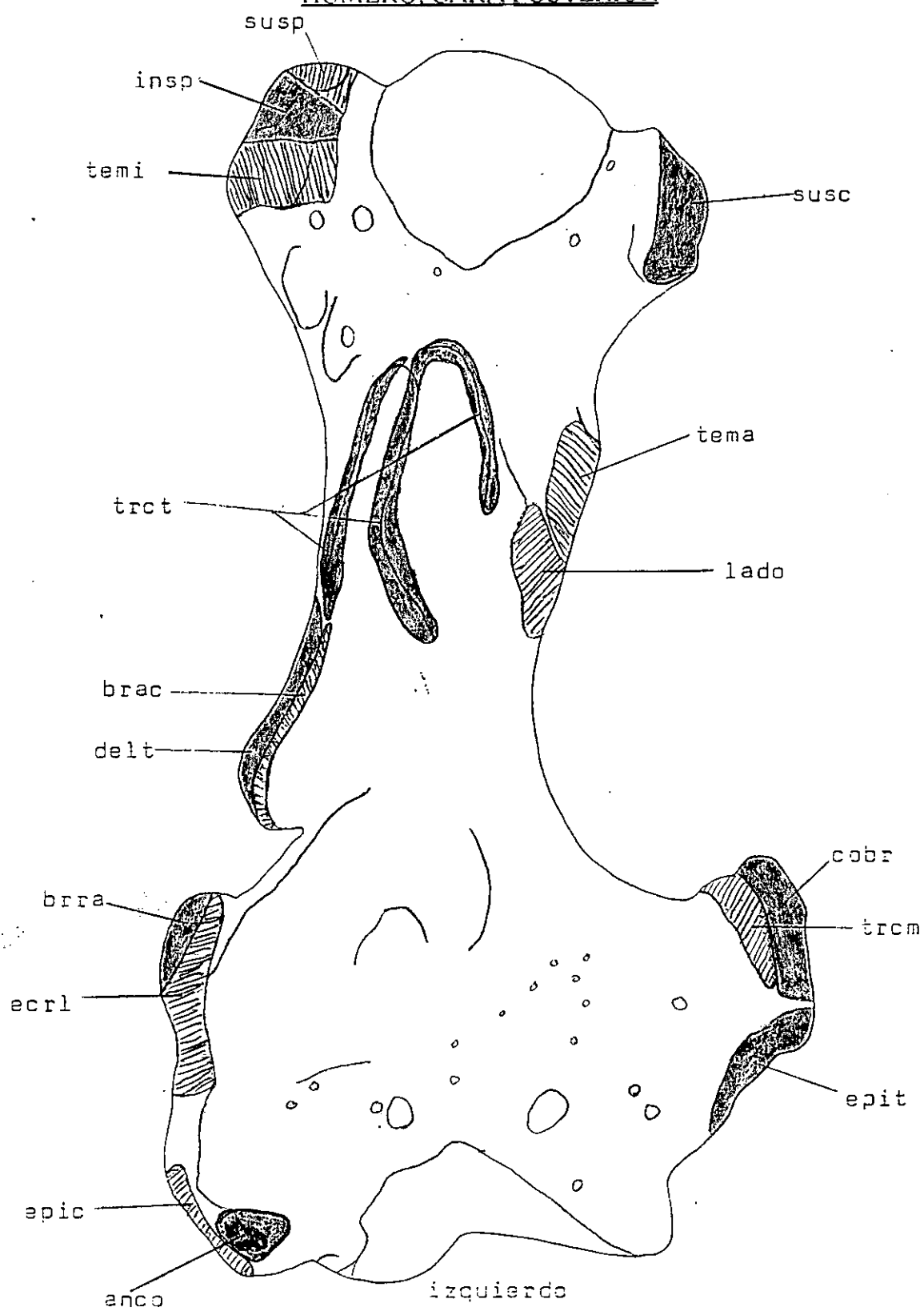


derecha

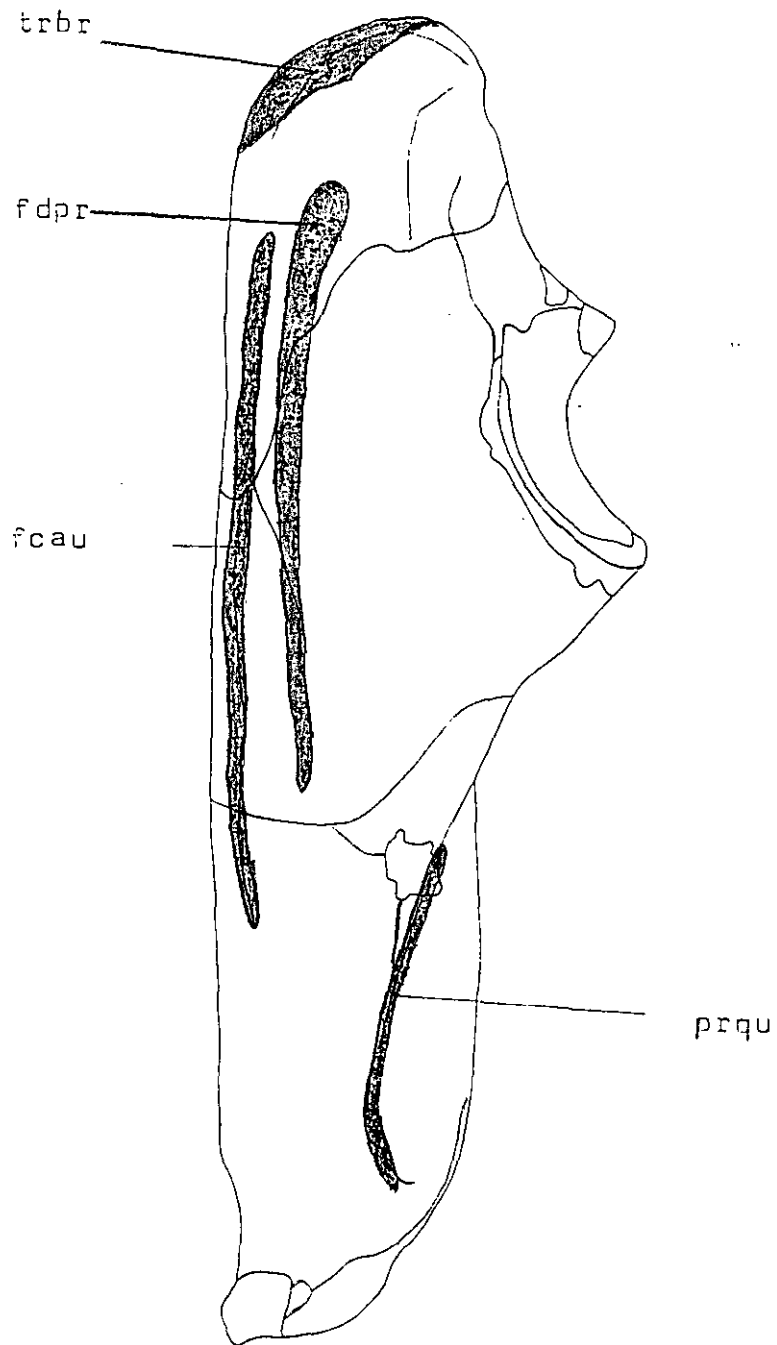
ESCÁPULA. CARAS DORSAL Y VENTRAL



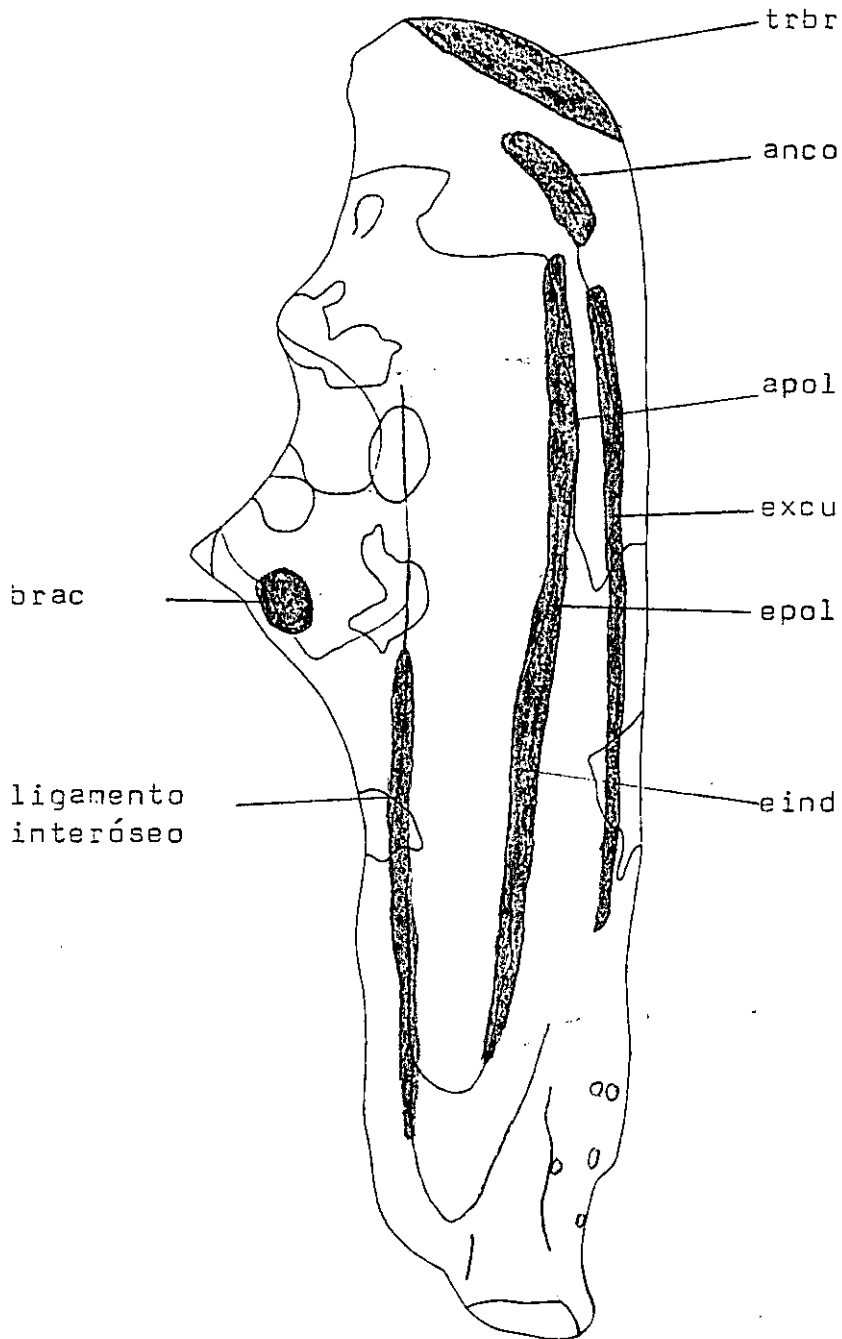
HÚMERO, CARA ANTERIOR

HÚMERO, CARA POSTERIOR

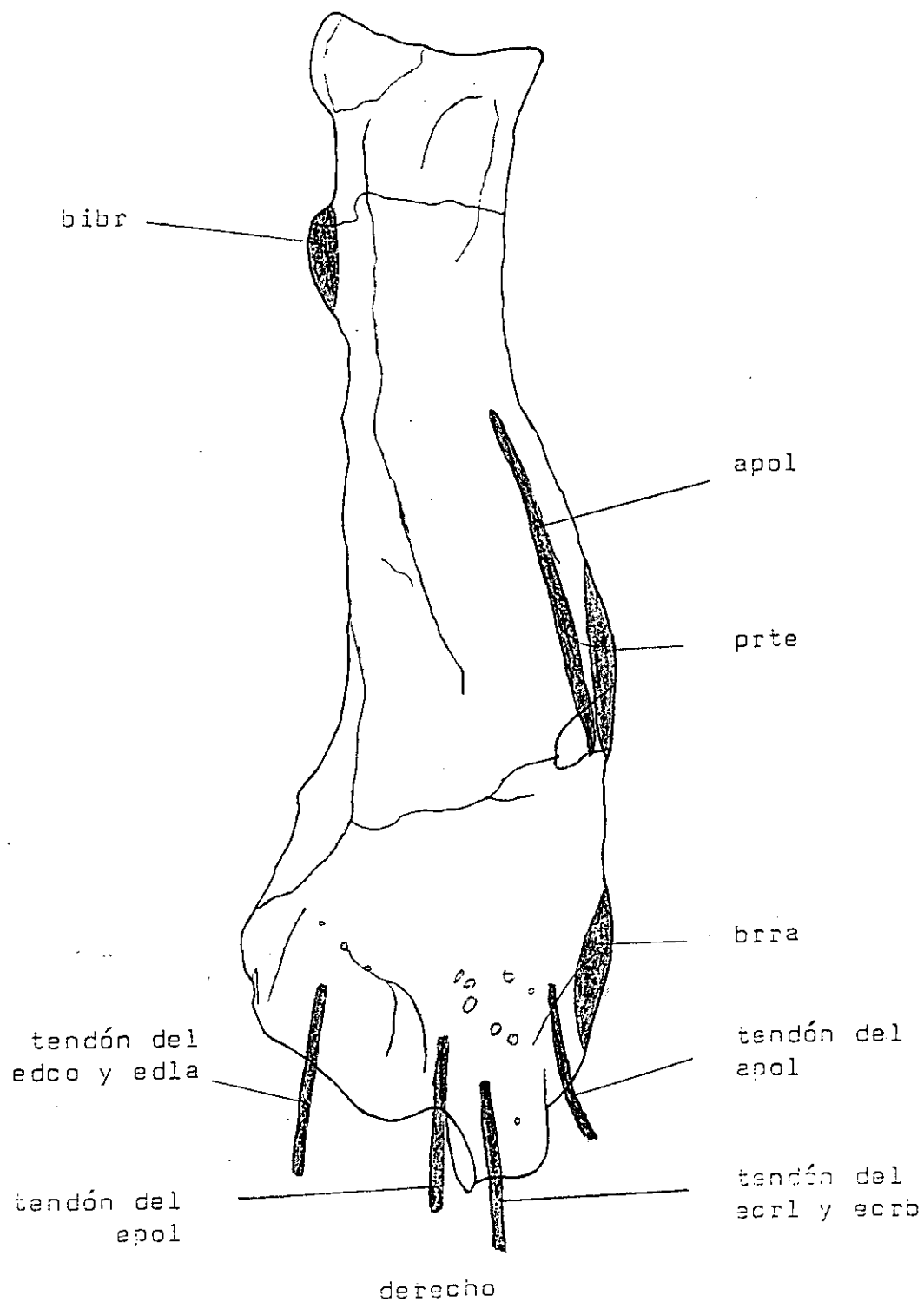


CÚBITO, CARA INTERNA

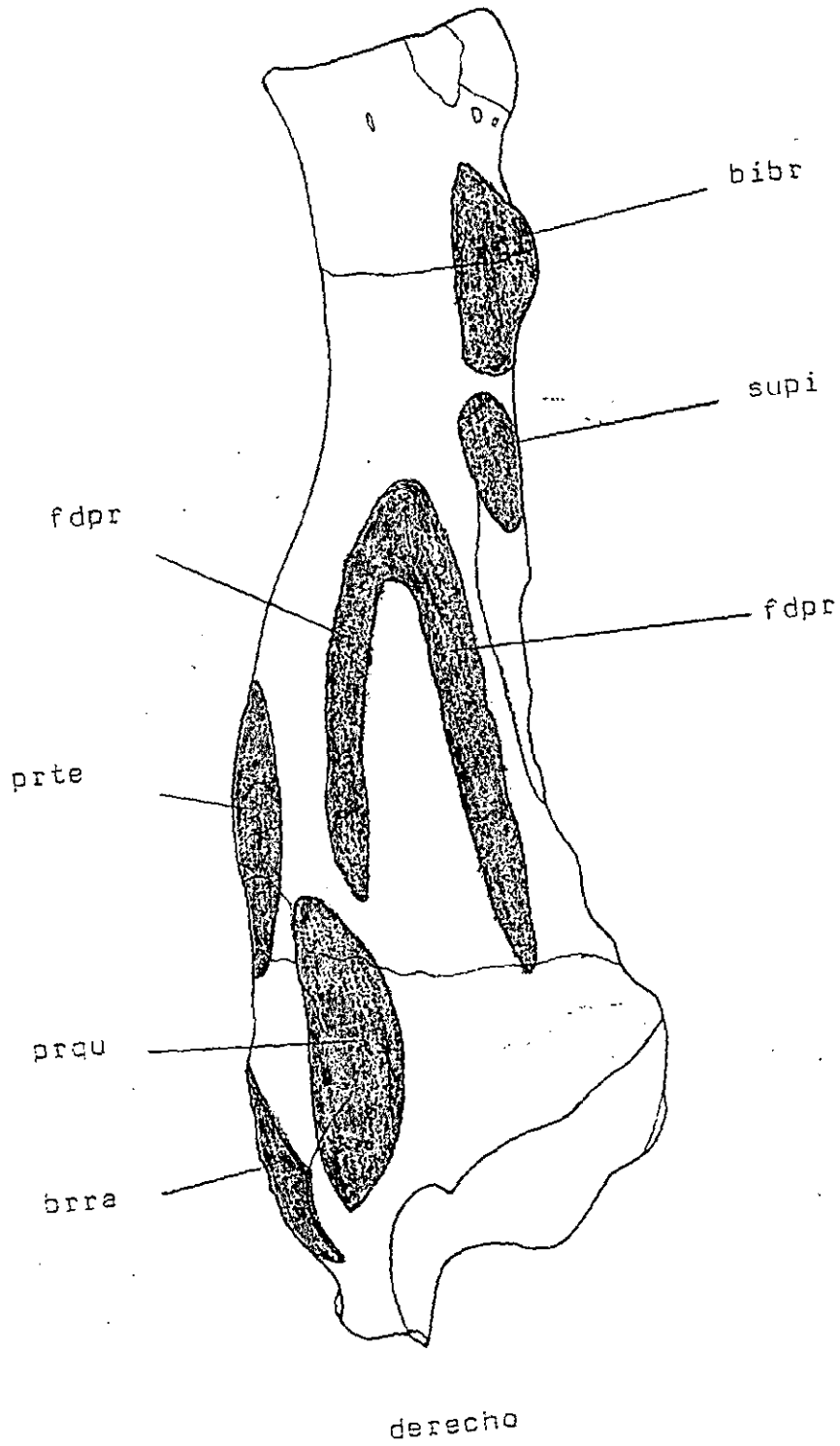
izquierdo, cara interna

CÚBITO, CARA EXTERNA

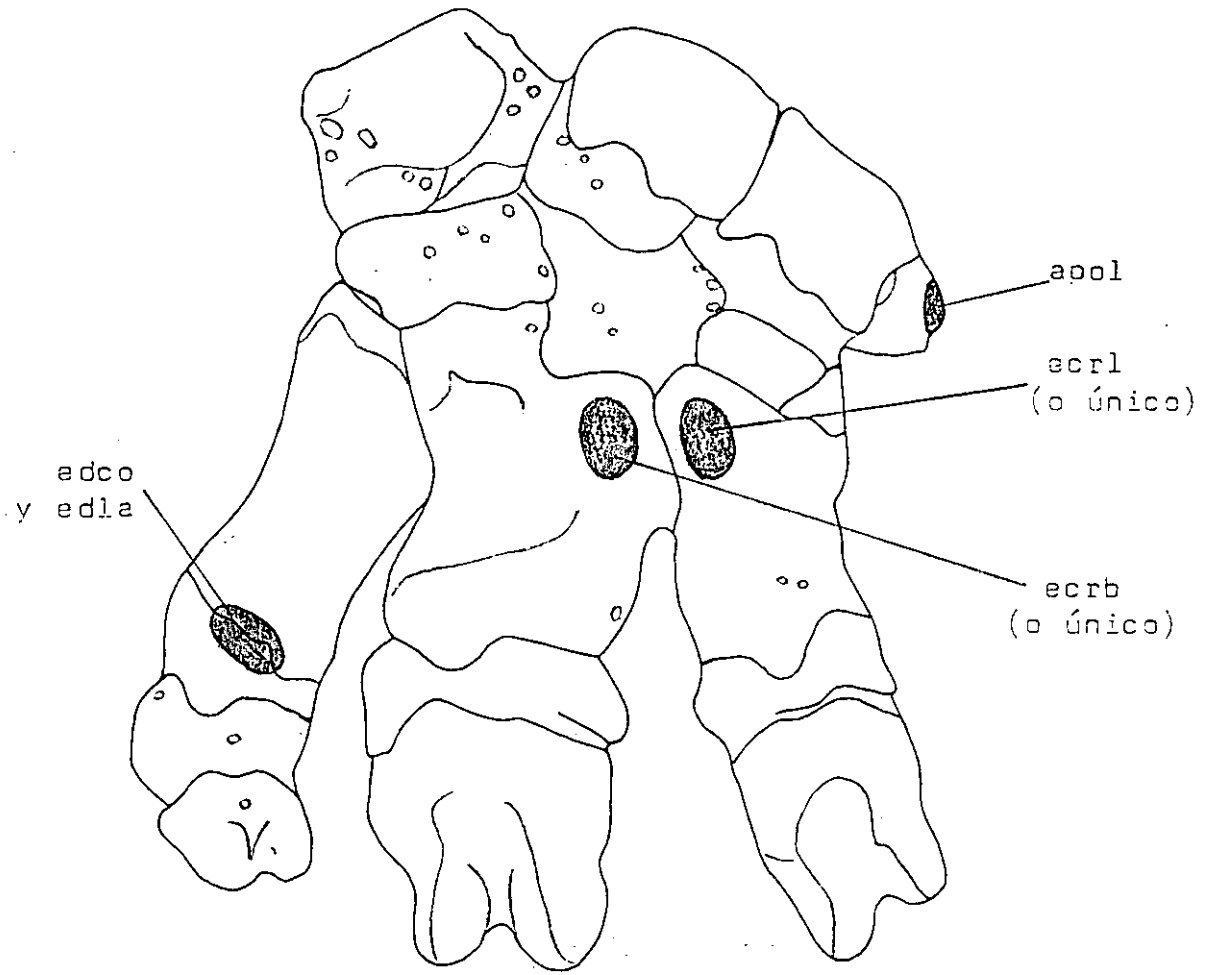
izquierdo, cara externa

RADIO, CARA ANTERIOR

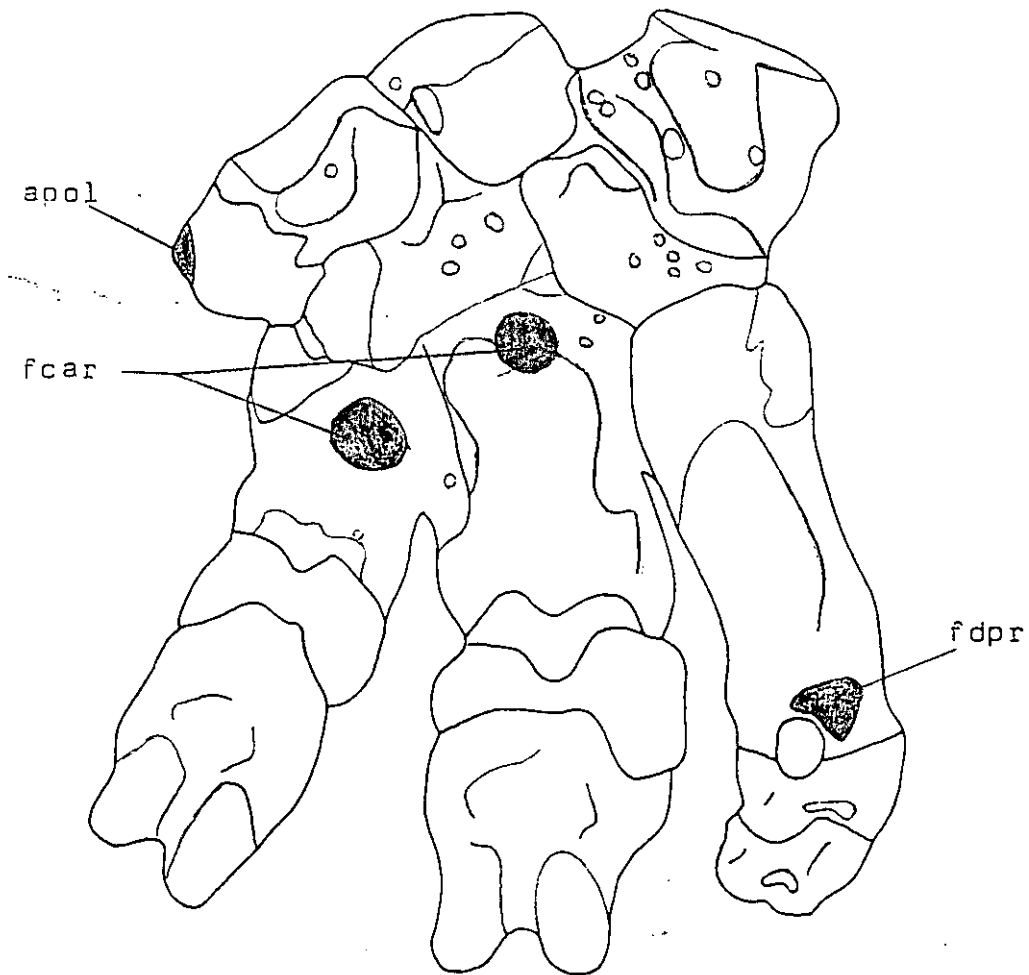
RADIO. CARA POSTERIOR



MANO, CARA DORSAL



derecha

MANO, CARA PALMAR

derecha

MÚSCULOS-ABREVIATURAS (por orden alfabético de éstas)

abductor minimi digiti	abmi	flexor pollicis longus	fpol
adductores breves o contrahentes	adbr	infraspinatus	insp
anconeus	anco	interossei	into
abductor pollicis brevis	apob	latissimus dorsi	lado
abductor pollicis longus	apol	levator scapulae dorsalis	lscd
biceps brachii	bibr	levator scapulae ventralis	lscv
brachialis	brac	lumbricales	lumb
brachio-radialis	brra	palmaris brevis	pabr
coraco-brachialis medius	cobm	palmaris longus externus	pale
corac.-brach. profundus o brevis	cobp	palmaris longus internus	pali
coraco-brachialis	cobr	pectoralis pars abdominalis	peab
coraco-brachialis superficialis	cobs	pectoralis pars clavicULARIS	pecl
costo-scapularis	cosc	pect. maior o superficialis	pema
deltoideus	delt	pectoralis minor o profundus	pemi
dorso-epitrochlearis	doep	pect. pars sterno-costalis	pesc
extensores breves digi-		pronator quadratus	prqu
torum manus o profundi	ebrp	pronator teres	prte
extensor carpi ulnaris	ecau	rhomb. capitis o occipitalis	rhca
extensor carpi radialis brevis	ecrb	rhomboideus cervicis	rhce
extensor carpi radialis longus	ecrl	rhomboideus dorsi	rhdo
extensor digitorum communis	edco	rhomboideus	rhom
extensor digitorum lateralis	edla	subclavius	sbcl
extensor digitorum profundus	edpr	sterno-cleido-mastoideus	sclm
extensor indicis proprius	eind	serratus anterior	sera
epitrochleo-anconeus	epan	supinator	supi
músculos epicondilianos	epic	subscapularis	susc
músculos epitrocleanos	epit	supraspinatus	susp
extensor pollicis brevis	epob	teres maior	tema
extensor pollicis longus	epol	teres minor	temi
flexor brevis manus	fbma	triceps brachii	trbr
flexor carpi radialis	fcar	triceps caput longum	trcl
flexor carpi ulnaris	fcau	triceps caput mediale	trcm
flexor digitorum profundus	fdpr	triceps caput laterale	trct
flexor digitorum superficialis	fdsu	trapezius	trpz

**PARTE 3<sup>a</sup>**  
**ANATOMIA FUNCIONAL**  
**DE LA**  
**EXTREMIDAD ANTERIOR**



## ESTUDIO DE LAS ARTICULACIONES

---

### ARTICULACIÓN ESTERNO-COSTO-CLAVICULAR

En el estudio de esta articulación se implican varios problemas clásicos en la interpretación de la cintura de los Terios. La Anatomía Comparada no ha fijado con certeza la homología de las piezas que en ella intervienen.

En los Mamíferos que la presentan, esta articulación es sumamente variable anatómica y funcionalmente, y se encuentra en todas las formas posibles entre una diartrosis de doble cavidad articular y una anfiartrosis.

Dada la semejanza de la clavícula de los escleridoterios con la humana, cabe recordar que en el hombre la articulación, también esterno-costo-clavicular, es una doble diartrosis, ya que existe entre esternón y clavícula un disco fibroso, como en otros Órdenes primitivos (Insectívoros, Roedores), quizás homologable con el *prosternum*. Además, el cartílago articular no es hialino, sino fibroso, como también ocurre en la articulación acromio-clavicular, casos únicos en las articulaciones de la extremidad.

En los escleridoterios, la epífisis esternal de la clavícula es ancha y aplastada. Se aloja en una cavidad bien delimitada en la zona proximal-interna de la primera pieza esternal.

La superficie articular clavicular apenas se diferencia de la superficie contigua. No forma una faceta bien diferenciada, ya que sus bordes no se destacan, y frecuentemente no se distinguen; lo mismo ocurre con la faceta para la 1ª costilla, con la que forma un ángulo variable. Son las superficies articulares menos perfectas de la extremidad. Es significativo el contraste con la faceta de la articulación acromial de la misma clavícula.

En cuanto a las características funcionales de la articulación, se pueden deducir de los rasgos de la extremidad y del tronco:

1.- Una articulación de este tipo es muy eficaz para asegurar la unión de la extremidad al fuerte anillo óseo que forman el esternón, el primer par de costillas y la primera vértebra dorsal.

2.- En cuanto al juego de la articulación, se deduce en seguida que la articulación no podía ser fija.

Por una parte, la extremidad de los escelidoterios es muy robusta. Como es norma en los Mamíferos, se une al tronco por músculos y tendones principalmente; también por la conexión clavicular, la única ósea. La clavícula no es muy robusta.

Por otra parte, la neta faceta acromial indica el frecuente juego de esa articulación, con la consiguiente transmisión a la clavícula de tensiones que podían ser muy importantes: en todo caso, no soportables por una clavícula rígida. La cabeza acromial debía desplazar su posición hasta que los tendones mantuviesen la posición de la escápula.

Por lo tanto, hay que concluir que la clavícula necesitaba una articulación funcional en su unión al esternón y 1ª costilla.

3.- Aparte de esta necesidad de movilidad, la forma en abanico de la cara de la extremidad esternal de la clavícula y la forma del esternón y primera costilla indican una cierta holgura de la clavícula dentro de su oquedad esternal, lo que permitiría el movimiento dentro de un cierto ángulo, que parece mayor para el desplazamiento dorso-ventral que para el desplazamiento antero-posterior. Dada la longitud de la clavícula, el desplazamiento acromial podía resultar considerable en valores absolutos.

Aún se podría estudiar si el desplazamiento de la extremidad de la clavícula dentro de la oquedad esternal era de sentido contrario al de la extremidad acromial, es decir, si a un desplazamiento en sentido ventral de la epífisis acromial correspondía un desplazamiento (menor, desde luego) en sentido dorsal de la epífisis esternal, o a un desplazamiento anterior correspondía uno posterior, y sus inversos. Así ocurre en el hombre, ya que el eje de giro del hueso no se encuentra en el extremo esternal, sino algo alejado de él.

Para resolver esta cuestión sería necesario reconstruir toda la articulación, especialmente los ligamentos. No se intenta en este trabajo, ya que no es necesario para deducir las características fundamentales de la articulación en relación con los movimientos de la extremidad.

4.- En cuanto a la poca diferenciación de la superficie articular clavicular, parece que este tipo de superficie podía corresponder a una articulación con disco fibroso intermedio, y ella misma recubierta de cartílago fibroso.

---

### ARTICULACIÓN ACROMIO-CLAVICULAR

En los escelidoterios, los caracteres óseos de esta articulación son:

1.- Una faceta clavicular de superficie articular típica, aunque no tan perfecta como en las demás articulaciones del miembro, situada en un saliente terminal del hueso, al cual desborda en todo su contorno. Es alargada, convexa en sentido del eje mayor, casi plana en sentido del eje menor.

Su forma básica es elipsoidal, pero con el borde anterior menos convexo que el posterior, y a veces cóncavo, con lo que la faceta toma forma arriñonada.

2.- Una faceta acromial cóncava, de curvatura algo menor que la de la faceta clavicular. Es alargada, algo más larga y algo más estrecha que la faceta clavicular, y con mayor diferencia entre los bordes anterior y posterior, menos curvo o cóncavo el anterior; es decir, de forma arriñonada más marcada que en la faceta clavicular.

Estos caracteres anatómicos debían corresponder a las siguientes características funcionales:

1.- Una considerable amplitud del juego de la articulación en el plano que contiene los ejes mayores de ambas facetas, perpendicular a la articulación.

Por la forma arriñonada de la faceta escapular, ello conlleva un cierto giro de la escápula sobre la clavícula.

2.- Posibilidad de un movimiento relativo de estos dos huesos en el plano de la articulación, menor que en el plano perpendicular.

---

## ARTICULACIÓN ESCAPULO-HUMERAL

La articulación escapulo-humeral es la más móvil del cuerpo humano y de muchos mamíferos, y seguramente lo era también en los escelidoterios.

Para su interpretación, hay que tener presentes varios caracteres anatómicos:

1.- Gran regularidad de las superficies articulares, ambas parte de superficies esféricas.

2.- El cóndilo articular humeral es más extenso en todos sentidos que la cavidad glenoidea.

3.- La superficie articular escapular tiene forma aproximada ovoidal esférica, con el extremo más agudo anterior, y el menos curvo posterior. El plano principal de la faceta, que contiene al eje mayor, viene a ser coincidente con el plano de la escama.

4.- La superficie articular humeral tiene forma de huso esférico muy extenso, de unos  $180^\circ$  de curvatura mayor, y más de  $90^\circ$  de curvatura menor. Es bastante regular, pero su borde interno es más curvo que el externo. Los extremos del huso determinan el eje de la superficie articular.

5.- El plano principal del huso articular es prácticamente coincidente con el plano sagital del hueso. El eje del huso forma un ángulo de unos  $20^\circ$  con el plano transversal del hueso.

6.- Con esta inclinación en sentido posterior, y el propio desplazamiento del cóndilo a la parte posterior del hueso, éste hace un claro saliente sobre la cara posterior del hueso.

7.- La mayor anchura de la superficie articular está algo desplazada del plano transversal de la articulación en sentido posterior. Es decir, la mitad posterior de la articulación es mayor que la mitad anterior. El huso no es perfecto, sino que está algo ensanchado en su mitad posterior.

8.- El borde de la superficie articular no desborda al hueso en su mitad anterior. El borde de la mitad posterior de la superficie articular desborda al hueso, con lo que el cóndilo hace saliente sobre la cara posterior.

9.- Con esta disposición, la superficie articular escapular no puede rebasar la superficie humeral en la mitad anterior, pero sí en la mitad posterior, tanto en sentido lateral como en sentido posterior.

10.- A ambos lados de la parte anterior de la cabeza articular existen dos fuertes protuberancias óseas, los salientes interno y externo, más extenso y más elevado el externo.

En correspondencia con estos rasgos, las características funcionales de esta articulación serían:

1.- El bloqueo anterior del juego de la articulación, cuando se juntan los extremos anteriores de ambas facetas, se produce al adelantar el brazo, cuando éste no está aún paralelo al eje del cuerpo.

2.- Con sólo los caracteres óseos, no se puede precisar cuándo se produciría el bloqueo de la articulación en el desplazamiento inverso del húmero, pero no hay dificultad en admitir que el brazo se podría situar casi paralelo al eje del cuerpo.

3.- Si se añaden a estos desplazamientos el giro del muñón, como se considera en el capítulo siguiente, el miembro anterior de los escelidoterios alcanzaría a colocarse paralelo al eje del cuerpo en sentido anterior y posterior.

4.- La notable elevación del puente espinal es la justa para permitir que el saliente externo no toque con él en el desplazamiento lateral-externo del brazo. Esta observación se refiere al contacto óseo, pero la falta de los elementos blandos de la articulación y de los huesos impide hacer una apreciación ajustada. No obstante, parece que el desplazamiento lateral del brazo podría ser bastante amplio, quizás algo superior a los 45°.

5.- El tronco limita el desplazamiento del miembro en sentido interno, pero esta limitación va desapareciendo al adelantarse el brazo. El saliente interno no llega a contactar con la escápula en el movimiento lateral.

6.- En la faceta de la escápula, el borde se redondea en los dos tramos laterales de la mitad anterior, más en el borde dorsal que en el ventral. Estos tramos redondeados chocarían con los salientes laterales del húmero en los desplazamientos laterales en la posición de elevación anterior del brazo. Esto indica que se producían esos movimientos, más amplio el desplazamiento externo que el interno.

7.- La articulación permite la rotación del húmero en cualquier posición, con más amplitud si los bordes de las facetas articulares no están próximos. La rotación quedaría limitada por la forma de los huesos y por los ligamentos, pero sería bastante amplia.

En resumen, la articulación permitía al miembro movimientos muy amplios, la limitación de los cuales, casi siempre, provendría de otras estructuras anatómicas.

---

### ARTICULACIÓN DEL CODO

En los mamíferos con movimientos de prono-supinación, como son los escelidoterios, la articulación del codo es, por una parte, una articulación compleja, con un elemento fijo referencial, el húmero, y dos elementos móviles, cúbito y radio.

Por otra parte es una articulación doble, es decir, son dos articulaciones. Una de ellas permite la flexión y extensión del antebrazo sobre el brazo: es la articulación principal, compleja, de tipo troclear. Otra segunda articulación funciona independientemente de la primera; en ella intervienen sólo una parte de los elementos articulares de la misma articulación troclear, que son el radio y el cóndilo humeral, y permite el giro del radio sobre el cúbito durante la prono-supinación.

Se trata, por tanto, de dos articulaciones funcionales distintas, con coincidencia parcial de sus elementos. La segunda responde a la necesidad de giro del radio, y su movimiento específico es el de rotación del radio sobre el cóndilo. A este movimiento se puede añadir un cierto deslizamiento del radio sobre el cóndilo, según lo exija el movimiento de rotación.

Las articulaciones radio-cubitales se estudian en el apartado siguiente.

Para interpretar la articulación principal del codo en los escelidoterios hay que considerar:

1.- En el húmero, todas las superficies articulares son muy perfectas.

2.- La articulación, anatómicamente única, constaría en el húmero de un único cartílago hialino y una única sinovial, como es norma en estos casos.

3.- En el cóndilo humeral, sólo en la parte posterior son bien diferenciables las superficies articulares para el radio y para el cúbito.

4.- El cóndilo hace un claro saliente distal en el húmero, carácter no frecuente en los Mamíferos ni en los Xenartros, aunque lo presenta *Bradypus*. Este rasgo se corresponde con el acortamiento del radio.

5.- La cúpula articular del radio es también muy perfecta, como lo es, en el cúbito, toda la superficie articular correspondiente a esta articulación principal.

6.- El diedro articular coronoides-olécranon forma una curva bastante regular, cóncava, pero poco cerrada.

7.- El plano de este diedro está claramente inclinado respecto al eje del hueso, del cual se aparta unos  $25^\circ$  en sentido distal.

8.- También está inclinado lateralmente respecto al plano principal del hueso, del cual se aparta unos  $30^\circ$  en sentido interno.

9.- Existen en el húmero una fosa epicondílea y una fosa coronoidea, ambas poco marcadas. No resultan adecuadas para recibir el borde del radio y la apófisis coronoides.

10.- La fosa olecraneana está mejor señalada, pero es muy amplia, y no está bien delimitada.

11.- La máxima congruencia articular se produce en la posición de semiflexión del antebrazo sobre el brazo, con ángulo de unos  $45^\circ$ . En esta posición, el pico olecraneano no rebasa el borde articular, y son aproximadamente coincidentes los bordes articulares anteriores.

De estos rasgos anatómicos se pueden deducir las siguientes características funcionales:

1.- La articulación era muy perfecta anatómicamente, pero no permitía un juego muy amplio. La extensión no parece que alcanzase los  $180^\circ$ , y la flexión debía bajar poco de los  $90^\circ$ . Quedaría así una amplitud de algo más de  $90^\circ$ , que no es muy alta en el conjunto de los mamíferos.

En este sentido, resulta acertado el habitual montaje del esqueleto de estos animales en semiflexión del antebrazo.

2.- La inclinación de la garganta troclear y el diedro sigmoideo respecto al eje y plano del hueso hace que, permaneciendo fijo el brazo, la flexión del antebrazo lo aparte, a él y a la mano, en sentido externo.

Este desplazamiento se puede compensar con el simultáneo desplazamiento externo y elevación del brazo.

3.- La escasa curvatura de la tróclea, y su continuidad con el cóndilo; la amplitud del arco coronoideo-olecraneano, con diedro articular poco saliente; la poca individualización de la fosa olecraneana, son rasgos coincidentes en indicar una posible laxitud en la articulación, en el sentido de que se pudiesen separar algo las superficies articulares, lo que permitiría la extensión total o una mayor flexión y, también, algún movimiento lateral.

### ARTICULACIONES RADIO-CUBITALES

Durante los movimientos de prono-supinación, el cúbito permanece fijo, y es el radio el que gira sobre él. Estos movimientos requieren normalmente dos articulaciones entre el cúbito y el radio, una proximal y otra distal.

En los escelidoterios, sólo existe la articulación proximal, típica y bien diferenciada, aunque no muy extensa; suficiente, sin duda, para permitir una prono-supinación de cierta amplitud. Falta la articulación distal, en el sentido de que no existen facetas articulares que permanezcan en contacto durante el giro del radio sobre el cúbito; sin embargo, este giro se producía, como se explica enseguida.

Se señalan primero los caracteres anatómicos de la articulación proximal, y los caracteres de las extremidades distales del cúbito y radio; luego se hace la interpretación funcional de todos ellos en relación con la prono-supinación.

#### Articulación proximal: caracteres anatómicos.

Es una buena articulación, con las dos facetas típicas mammalianas en el cúbito y radio.

1.- La faceta cubital, situada a continuación de la parte externa de la cavidad sigmoidea mayor, está separada de ésta por una banda de superficie no articular. La banda puede ocupar sólo la parte mesial, o bien extenderse hasta el borde lateral entre ambas facetas.



2.- Ambas facetas son curvas, alargadas, de forma aproximada de huso esférico.

3.- El eje mayor de estos husos viene a tener la misma longitud. El eje menor puede ser algo menor en la faceta cubital.

4.- La convexidad de la faceta articular proximal radial es mayor que la concavidad de la pequeña cavidad sigmoidea.

5.- Los bordes permiten desplazamiento de las superficies articulares fuera de ellos.

6.- El radio es corto. Por lo tanto, en el movimiento de pronación, que es de progresivo cruce de los ejes del cúbito y radio, éste acabaría muy cruzado respecto al cúbito.

#### Extremidades distales del cúbito y radio: caracteres anatómicos.

1.- La extremidad del radio, en la continuación de la cara externa, presenta una cavidad distal con una superficie más lisa que la del resto de la cara, a veces con algún tramo de borde saliente bien marcado; es decir, con rasgos de una superficie articular.

Esta concavidad es más distal que los salientes anterior e interno del cúbito. Como se interpretará en un apartado próximo, en esta concavidad apoya el piramidal en la abducción forzada de la mano.

2.- La parte distal de la cara externa de la diáfisis es cóncava, y está situada a nivel de los salientes anterior e interno del cúbito, en los que podría encajar, en pronación y en supinación, respectivamente.

Ahora bien, ni la superficie distal de la cara radial ni la de los dos salientes cubitales presentan rasgos de superficies articulares, aunque son lisas, muy lisas las cubitales. Probablemente, la parte distal de la diáfisis radial se situaría en esos salientes en la máxima pronación y supinación, con un cierto ajuste, pero sin apoyo articular verdadero.

3.- No existe, por tanto, una verdadera articulación cúbito-radial distal.

#### Caracteres funcionales de la prono-supinación.

De todos estos caracteres anatómicos, se puede deducir:

1.- Para la prono-supinación, el eje de giro lo constituye el pilar posterior del cúbito.

2.- La extremidad distal del radio describe un arco alrededor de este eje.

3.- El radio de giro viene a ser la distancia entre el centro de la faceta terminal cubital y el centro de la faceta terminal radial, que es coincidente con la separación entre la faceta proximal del piramidal y las facetas proximales del escafoides-semilunar.

4.- Este radio de giro no es de longitud constante, por la holgura de las articulaciones y, de modo especial, por la movilidad del piramidal.

5.- Por la cortedad del radio; por su forma; y por el poco juego de la articulación proximal, el radio no podría cruzarse sobre el cúbito lo necesario para alcanzar la pronación total. Tampoco parece posible la supinación total.

6.- Supuesta una posición inicial de algo más de semipronación, la amplitud total de la prono-supinación no superaría los 90°.

7.- La prono-supinación del zeugopodio se podía ampliar con otros movimientos del miembro, como son la rotación del muñón y del brazo, los cambios de posición del codo, y la flexión y extensión del antebrazo. Además, la prono-supinación del autopodio se podría aumentar con la holgura de las articulaciones zeugopodio-carpales y con los considerables movimientos del piramidal.

Como resultado de todos estos movimientos, la extremidad de los esclidoterios tendría una prono-supinación bastante amplia.

---

### ARTICULACIONES ZEUGOPODIO-CARPALES

En los esclidoterios, y en los Milodóntidos en general, el zeugopodio contacta con el autopodio por dos articulaciones, separadas, y muy distinta una de otra en sus caracteres anatómicos y funcionales. Esta disposición es diferente de la de otros Gravígrados, Megatéridos en particular; sin embargo, una disposición similar a la de los esclidoterios se da en Dasipódidos.

Las diferencias entre la articulación radio-carpal y cúbito-carpal aconsejan estudiarlas separadamente en su anatomía funcional, aunque será obligada una consideración conjunta de las mismas en el estudio de los movimientos de la mano.

### 1.- Articulación radio-carpal.

Intervienen el radio y el escafoides-semilunar, que articulan conjuntamente.

Son muy claros los caracteres anatómicos principales de esta articulación:

1.- El radio se ensancha mucho en su extremidad distal, y termina en una extensa superficie articular, en la que se pueden considerar dos partes, pero sin ninguna separación entre ellas, ni diferencia en la naturaleza de la superficie articular: una parte mayor, cóncava, cuadrangular; y una parte menor, convexa, que corresponde a la apófisis estiloides.

2.- La superficie articular carpal es complementaria de la radial, pero más extensa. También se distinguen en ella dos partes desiguales: una mayor, totalmente convexa, que corresponde al semilunar y a la mitad contigua del escafoides; otra menor, continuación de la anterior en la mitad lateral del escafoides, que presenta un saliente proximal terminado en superficie no articular.

3.- La superficie articular carpal es más extensa en su mitad dorsal que en su mitad palmar.

4.- La elevación proximal lateral de la superficie articular del escafoides hace que la superficie sea cóncava en el contorno del saliente.

La superficie terminal de ese saliente, que no es articular, puede quedar aislada, rodeada de superficie articular; o bien, más frecuentemente, puede continuarse con la superficie lateral del hueso, que hace así entrante en la superficie articular.

5.- Este saliente articula en la parte anterior de la apófisis estiloides, de modo que el saliente sobresale del borde cóncavo anterior de la apófisis.

Por lo tanto, este cambio de convexidad de la superficie articular del escafoides se corresponde con el cambio de concavidad de la apófisis estiloides, lo cual tampoco afecta a la concavidad total, en sentido transversal, que presenta la línea media de la superficie articular.

6.- El ángulo posterior-interno de la superficie cuadrangular mayor del radio, es bastante saliente, y encaja en la parte palmar-lateral de la superficie articular carpal.

El ángulo anterior-interno de la misma superficie es redondeado, y también su borde. Articula en la parte anterior-mesial de la superficie articular carpal.

7.- Los bordes de la superficie articular radial están redondeados en gran parte de su contorno, y la faceta desborda sobre ellos, especialmente en el borde posterior y en el ángulo anterior-interno.

La superficie articular carpal permite ser desbordada por la radial en sentido dorsal y en sentido palmar.

Funcionalmente, esta articulación tendría los siguientes caracteres:

1.- La amplitud de las facetas y la posibilidad de ser desbordadas las superficies articulares, indican una articulación muy móvil, tanto en el movimiento de flexión-extensión como en el de abducción-adducción.

2.- El valor extremo de la extensión forzada de la mano podría ser de unos  $45^\circ$  sobre los  $180^\circ$  de la continuidad de los ejes del zeugopodio y del autopodio. La flexión podría alcanzar también unos  $45^\circ$ .

3.- No es fácil apreciar cuál sería la abducción y la adducción máxima, porque, al propio juego de la articulación en congruencia, que es apreciable, hay que añadir la posible separación de la articulación por su extremo radial o cubital.

Todo indica que existía un movimiento de abducción-adducción bastante amplio.

## 2.- Articulación cúbito-piramidal.

1.- La articulación está formada por dos facetas, algo mayor y más regular, redondeada, la piramidal; y algo alargada la cubital.

2.- Las superficies articulares son casi planas, algo convexa la piramidal, y algo cóncava la cubital. Es un buen ejemplo de artrodia.

3.- El contorno de las facetas es neto, excepto el borde mesial de la faceta del piramidal, redondeado, y en el que la superficie articular se extiende algo en una banda proximal de la cara mesial, que no es una superficie articular tan neta como la terminal.

4.- No se advierten zonas diferenciadas en las superficies articulares de las facetas.

5.- Estos rasgos se complementan con la movilidad del piramidal, como se considerará en el próximo apartado.

En su función, esta artrodia presentaría los siguientes caracteres:

- 1.- La articulación permite ser desbordada en todo su contorno.
- 2.- El apoyo articular es bueno en cualquier grado de congruencia.
- 3.- La movilidad del piramidal hace innecesario un desbordamiento articular amplio, aun en las posiciones extremas de la mano.
- 4.- La banda proximal de la cara mesial del piramidal servía de tope al radio en el desplazamiento extremo de abducción de la mano.

---

### ARTICULACIONES CARPALES

Los huesos del carpo, junto con los del metacarpo y primeras falanges, encajan en un mosaico ajustado en la cara dorsal, con los bordes de los huesos contiguos. Además, ésta es la posición de máxima congruencia articular, y en ella se montan las manos de los escelidoterios. Con esta disposición, es patente que los huesos de este mosaico no tenían desplazamientos relativos apreciables en sentido dorsal. La única excepción la constituye la articulación piramidal-ganchudo, que presenta una clara separación entre sus bordes dorsales, con caras articulares curvas en sus inmediaciones.

En la cara palmar también existe un ajuste en mosaico entre los mismos huesos, pero con diferencias apreciables respecto a la cara dorsal. En general, bastantes bordes articulares están algo distanciados, y son visibles las partes contiguas de las facetas, siempre supuesta la máxima congruencia articular, que se produce con el ajuste de sus bordes dorsales. Esto indica que existían considerables desplazamientos relativos de los huesos en sentido palmar, lo que implica que el mosaico tenía que abrirse por su cara dorsal.

Los huesos del carpo presentan en total 30 facetas articulares, de las cuales 22 corresponden a las 11 articulaciones de ellos entre sí, es decir, a las articulaciones carpales.

Se consideran, primero, cada una de estas articulaciones singularmente, más las articulaciones del metacarpiano I con el escafoides y el trapezoides; y se considera luego la posibilidad de sumarse varias de ellas para formar una articulación interna del carpo.

### Articulaciones proximales-distales.

Aparte del pisiforme, que sólo articula con el piramidal y que, funcionalmente, se comporta como un tubérculo de este hueso, los huesos del carpo se disponen en dos filas, proximal y distal, bastante bien alineados. En la fila proximal se disponen los tres mayores, y los tres menores en la distal.

Ahora bien, esta consideración del carpo es incompleta, y no sirve para explicar su funcionalidad. En efecto, la fila distal carpiana se completa por su extremo radial con la parte proximal, ensanchada, del metacarpiano I. Este hueso ha sustituido anatómicamente al trapecio, cuyo lugar ocupa, y sustituye también en parte al trapezoides, bastante reducido. La sustitución anatómica va acompañada, en parte, de la sustitución funcional, como se explica enseguida.

Por este motivo, se consideran en este apartado, junto con las demás articulaciones carpales, las del M I con el escafoides y con el trapezoides.

Articulación escafoides-metacarpiano I.- La superficie de la articulación es pequeña, pero ofrece un buen apoyo al M I en el escafoides. La faceta del escafoides desborda sobre su cara dorsal.

Es una articulación singular, distinta de las demás articulaciones carpales por el hecho de que el M I se comporta como hueso carpiano análogo a los de la 2ª fila, pero con movilidad contraria a la de ellos. En efecto, el M I es móvil sólo en sentido dorsal, con lo cual:

1.- Si está fijo el escafoides, el M I puede desplazarse en sentido dorsal; es decir, en extensión carpal, es posible una sobreextensión del M I, que podría ser de unos 45°.

2.- Si el escafoides se desplaza en sentido palmar, lo hace sobre el trapezoides y grande, y no sobre el M I, con lo que la parte distal de éste se aparta, en sentido dorsal, del plano frontal de la mano.

Articulación escafoides-trapezoides y escafoides-grande.- La articulación del trapezoides es más extensa, alabeada. La del grande es alargada, cóncava la faceta del escafoides, convexa la del grande; en su posición

natural, la faceta del escafoides es lateral. Ambas articulaciones presentan una congruencia muy buena.

No permiten el desplazamiento del escafoides en sentido dorsal, pero sí en sentido palmar, como lo muestra la separación de los bordes de las facetas.

Articulación semilunar-grande y semilunar-ganchudo.- La articulación del grande es alargada en sentido dorsal-palmar y alabeada con doble inflexión, lo que impide cualquier desplazamiento del semilunar en sentido dorsal o palmar en el plano transversal, pero permite la inclinación en sentido palmar del semilunar, si se separan los bordes dorsales.

La articulación del ganchudo es alargada, en arco, cóncava la faceta del semilunar y convexa la del ganchudo. Permite el desplazamiento palmar del semilunar.

Articulación piramidal-ganchudo.- La extensa faceta de esta articulación, muy alabeada, permite un juego bastante amplio en congruencia articular; además, como lo muestra la separación de los bordes dorsal y palmar, un mayor movimiento de balance dorsal-palmar con separación articular. El balance hacia una o otra cara supone una separación articular en la cara opuesta. El balance en sentido dorsal era de menor amplitud que en sentido palmar, como lo muestra la menor separación de los bordes.

En este balance, se produce también un giro del piramidal: la cara dorsal se inclina en sentido lateral en el balance palmar del hueso, y en sentido mesial en el balance dorsal.

Esta articulación es la más móvil del carpo.

### Articulaciones laterales.

Dada la buena alineación de los huesos del carpo en dos filas, hay que considerar sus articulaciones laterales en dos grupos, las de la fila proximal y las de la fila distal. A esta agrupación anatómica se corresponde, además, una diferenciación funcional: las articulaciones de la fila proximal son algo móviles, pero las de la fila distal son muy fijas.

Fila proximal.- La articulación escafoides-semilunar, extensa y bien ajustada, permite no obstante un cierto desplazamiento en sentido palmar del escafoides, supuesto fijo el semilunar.

La articulación semilunar-piramidal es más móvil, y permite sin dificultad el balance dorsal-palmar del piramidal.

Fila distal.- Los tres huesos carpianos presentan un ajuste muy completo entre sí, y también con los metacarpianos, como se indicará en el próximo apartado, sin signos de movimiento relativo entre todos ellos.

En cuanto al metacarpiano I, que completa la fila distal carpiana, presenta una amplia movilidad en sentido dorsal, como se ha indicado anteriormente.

#### Articulación intermedia del carpo.

Como consecuencia de las observaciones precedentes, se puede deducir que existía una articulación intermedia del carpo, con desplazamiento de los tres huesos de la fila proximal sobre los tres de la fila distal, con estas características:

- 1.- El desplazamiento se realiza sólo en sentido palmar.
- 2.- El plano dorsal de la mano es también el plano de máxima extensión.
- 3.- El metacarpiano I no interviene en esta articulación.
- 4.- El plano de esta articulación resulta bastante continuo, aunque presenta dos claros escalones: la articulación escafoides-grande, y la semilunar-ganchudo.

---

### ARTICULACIONES CARPO-METACARPALES

En los escelidoterios, estas articulaciones son de tres tipos claramente distintos:

- 1) La articulación del metacarpiano I, que ha sido considerada en el apartado anterior.
- 2) Las de los metacarpianos II y III, las más típicas de los escelidoterios.
- 3) La del metacarpiano IV. Hay que señalar que el M V no articula con el carpo, ni parece que llegase a apoyar en él, como se interpretará en el apartado próximo.



### Articulaciones del M II y del M III.

Son las más fijas de toda esa gran pala ósea que es la mano de los escelidoterios. La forma en triedro de las articulaciones trapezoides-M II y grande-M III ofrece un encaje perfecto, sin posibilidad de desplazamientos relativos. Estas dos articulaciones son las más importantes en la misión de fijar y alargar el autopodio como segmento rígido del miembro.

La articulación ganchudo-M III, bastante alabeada, también encaja con precisión.

### Articulación del M IV.

La superficie de la articulación ganchudo-M IV es bastante extensa, con facetas casi planas. Ofrece un buen apoyo al M IV al soportar el peso del cuerpo en la estación cuadrúpeda, con tensión que se transmite al ganchudo-piramidal-pilar posterior del cúbito.

---

## ARTICULACIONES INTERMETACARPALES

Las cuatro articulaciones son muy semejantes, lo cual resulta llamativo dada la diversidad existente en otras articulaciones de los metacarpianos y en la propia funcionalidad de estas facetas, como se explica enseguida.

Se señalan sus caracteres anatómicos y funcionales.

### Caracteres anatómicos.

Se pueden señalar los siguientes caracteres comunes:

- 1.- Son de forma triangular, alargada, con el lado menor situado en el borde proximal intermetacarpiano.
- 2.- Están desplazadas hacia la parte dorsal del hueso.
- 3.- No son muy extensas.
- 4.- Son notablemente planas, artrodiás, con la única excepción de la articulación M II-M III, que es algo alabeada.
- 5.- Sus bordes están bien señalados.

La articulación M I-M II es la más plana. Es la única que permite el desplazamiento del hueso en sentido dorsal (extensión).

La articulación M II-M III, con una faceta en la parte dorsal, puede complementarse a veces con otra faceta en la parte palmar, más pequeña, y de superficie menos perfecta, que no es una verdadera faceta, sino un tope de apoyo al acercarse los huesos por su parte palmar, en la que están poco separados. Esto implica la posibilidad de un ligero movimiento en ese sentido, tendente a poner la mano en canal.

En plena congruencia articular, los metacarpianos II y III son divergentes unos  $20^\circ$  en sentido distal.

La articulación M III-M IV presenta varias particularidades:

1.- El plano de la articulación es inclinado respecto al plano principal de ambos huesos, divergente en sentido proximal unos  $65^\circ$  en el M III, divergente en sentido distal unos  $50^\circ$  en el M IV, con lo que los huesos resultan divergentes en unos  $15^\circ$  en sentido distal.

2.- La faceta del M IV se continúa, en parte, con la faceta para el ganchudo, con la que forma un diedro de unos  $130^\circ$ .

3.- La arista de este diedro está bien señalada, dirigida aproximadamente en dirección dorsal-palmar.

4.- En sus extremos dorsal y palmar, suele presentar un tramo de superficie no articular, que separa ambas facetas.

5.- Este diedro encaja bien entre el M III y el ganchudo.

6.- No hay signos de que el movimiento de los huesos encajantes desbordase la articulación.

7.- En congruencia articular plena, la extremidad del M IV queda bastante separada del dedo III, y a nivel de las falanges 1<sup>a</sup>-2<sup>a</sup>.

La articulación M IV-M V es notable no por su forma, semejante a la de las demás, sino porque es la única articulación existente en la extremidad proximal del M V, el cual no presenta articulación con el ganchudo.

En plena congruencia articular, los ejes de ambos metacarpianos están paralelos, y quedan en contacto sus extremidades distales, ensanchadas. Es un contacto bastante extenso, sin que exista faceta diferenciada.

### Caracteres funcionales.

Las cuatro articulaciones presentan un ajuste notable, y no hay dificultad en la interpretación de su congruencia en las tensiones laterales y dorso-palmares.

Ahora bien, los dedos cubitales están sometidos a una fuerte tensión en sentido proximal durante el apoyo cuadrúpedo de la mano, y las extremidades distales de sus metacarpianos están sometidas, también, a una fuerte tensión en sentido mesial, como lo demuestra la curvatura de sus falanges. Por lo tanto, es necesario interpretar la función de sus articulaciones en este apoyo.

La articulación M IV-M V, débilmente alabeada, no resulta suficiente para oponerse a desplazamientos en sentido dorso-palmar de la extremidad distal del M V, o a un desplazamiento en sentido proximal del mismo. No es claro el significado biológico del posible desplazamiento dorsal-palmar del metacarpiano, pero sí sería comprensible un desplazamiento proximal al apoyar la mano en el suelo. Ahora bien, no hay indicios de estos desplazamientos, y la integridad de los bordes articulares parece excluirllos.

La fijación de la articulación provendría, en gran parte, del contacto distal entre ambos huesos, que resulta suficiente para soportar una tensión grande. Al no existir faceta articular, hay que suponer la presencia de una fuerte lámina fibrosa entre ambas extremidades distales.

También podría existir una estructura fibrosa entre la extremidad proximal del M V y el ganchudo, que tendría que ser muy fuerte, por ser pequeña la superficie que tendría que soportar la tensión.

Con todo, esas estructuras fibrosas no resultan suficientes para impedir el desplazamiento del M V sobre el M IV en la postura cuadrúpeda. Es necesario suponer la presencia de unos fuertes ligamentos, como lo parece indicar el acusado relieve de las extremidades de ambos huesos. Se formaría así un conjunto M IV-M V prácticamente rígido.

Ahora bien, esto no hace sino desplazar el problema del apoyo cuadrúpedo a la fijación del M IV. No ofrece problema, en principio, el apoyo proximal, con la extensa faceta para el ganchudo; pero esta faceta y la lateral, para el M III, en amplio diedro, de caras muy planas, no resultan una articulación suficiente para impedir el desplazamiento en sentido mesial de la extremidad distal del M IV, ni los desplazamientos dorso-palmares.

La primera observación es que tampoco se advierten signos de desplazamientos en estas facetas, que ofrecen un completo ajuste articular.

Para la fijación distal del metacarpiano parece suficiente una fuerte almohadilla fibrosa entre su extremidad y la 1ª-2ª falanges del dedo III, con los ligamentos necesarios. Estas estructuras repartirían la tensión del apoyo cuadrúpedo al fuerte dedo III, que también acusa la torsión en sentido radial.

En conclusión, las características de las articulaciones intermetacarpianas son decisivas para interpretar la rigidez de la extensa mano de los escelidoterios.

---

### ARTICULACIONES DEL ACROPODIO

En general se puede decir que las articulaciones que afectan a las piezas del acropodio en los escelidoterios, presentan los caracteres típicos mammalianos, distintos en el dedo I, por una parte, y en los demás, por otra.

En el dedo I, por constar de dos falanges, semejantes a la 2ª y 3ª de los demás dedos, las articulaciones metacarpo-falángica y la interfalángica son similares a las dos interfalángicas de los demás dedos.

Ahora bien, la mitad distal del metacarpiano I y las dos falanges experimentan en los escelidoterios el proceso de reducción ya señalado. En las articulaciones de *Scelidodon*, que todavía conserva todas las piezas, se reconocen los caracteres anatómicos típicos, pero están menos señalados, por el proceso de regresión. En concreto, como estructura más típica, existe la polea en la articulación interfalángica, pero es menos saliente, y la falange ungueal tenía menor amplitud de flexión, como lo indica también la menor profundidad de las fosas dorsal y palmar de la 1ª falange.

En el acropodio de los dedos IV y V se ha producido un proceso de regresión y de soldadura de las falanges, como se ha descrito en la Parte 1ª; permanece la articulación metacarpo-falángica con los elementos anatómicos típicos, aunque muy simplificados, aún más en el dedo V que en el IV, y la única articulación interfalángica que subsiste, la del dedo IV, carece de importancia funcional.

Por lo tanto, el estudio de las articulaciones metacarpo-falángicas e interfalángicas se va a limitar a los dedos II y III.

---

## ARTICULACIONES METACARPO-FALÁNGICAS

En los dedos II y III, esta articulación presenta un perfecto ajuste, con mínima movilidad, como se explica enseguida.

Así es en la posición de máxima congruencia articular, pero ello no supone necesariamente que no se pudiesen producir movimientos de balance en sentido dorso-palmar o, más fácilmente, en sentido lateral, apoyando sobre unas superficies laterales y separándose las otras. Ahora bien, el ajuste de la articulación, con bordes contiguos, indica que no se producían estos movimientos, a pesar de las fuertes tensiones que debía soportar.

Por lo tanto, es forzoso admitir que existirían unos ligamentos resistentes, que soportarían la tensión y mantendrían la articulación en máxima congruencia.

### Articulación M II - Falange 1ª.

La cuña articular ofrece un perfecto ajuste, lo cual impide cualquier movimiento de giro según el eje principal del dedo y cualquier desplazamiento lateral de la falange sobre el metacarpiano según el plano transversal.

También se da un ajuste completo en la articulación distal-lateral. Las facetas presentan, además, un ligero diedro medio, con arista transversal, que dificulta la movilidad dorso-palmar. También se opone a esta movilidad la presencia de los sesamoideos palmares.

La articulación distal-mesial, simétrica a la mesial en su constitución, presenta una mayor diferenciación de las partes dorsal y palmar, que se separan en dos articulaciones. Las facetas palmares son buenas, ajustadas, pero las dorsales están reducidas e incluso pueden faltar.

### Articulación M III - Falange 1ª.

Es semejante a la del dedo II, sobre todo en la parte central, pero presenta algunas diferencias en las articulaciones laterales.

La articulación lateral-radial presenta un buen ajuste. Las facetas presentan el diedro menos marcado, pero tampoco en este dedo

aparece ningún rasgo que indicase un posible desplazamiento dorso-palmar.

Las facetas de los sesamoideos son muy limpias. Seguramente los sesamoideos estarían unidos al metacarpiano; en el dedo IV, están frecuentemente soldados a él.

---

De estos caracteres se puede deducir que la articulación metacarpo-falángica de los dedos II y III sólo permitía unos movimientos mínimos, los derivados de la elasticidad de los ligamentos y cartílagos, sin importancia funcional como movimientos de la mano.

---

### ARTICULACIONES INTERFALÁNGICAS

Son muy singulares, como lo es el acropodio de los esclidoterios.

#### Dedo II: Articulación 1ª-2ª falange.

Es una típica articulación en polea, notablemente simétrica, con dos cóndilos redondeados bastante salientes y una marcada garganta en la falange 1ª, y sus correspondientes estructuras en la 2ª. Ahora bien, se trata de una polea con muy poco juego.

Toda la articulación presenta un buen ajuste. La forma de la polea excluye cualquier desplazamiento lateral según el eje del dedo, y la nitidez de los bordes laterales de la articulación indica que no existían movimientos laterales de balance.

Sin embargo, la polea funcionaba como tal, aunque con muy poco juego. En efecto, las estructuras articulares de la falange 1ª son ligeramente más extensas que las de la 2ª. Existe, además, en la falange 1ª, un ligero reborde transversal en la parte dorsal, en la dirección del plano frontal, que servía de tope en el desplazamiento de la falange 2ª. En la mitad palmar no existe este reborde, pero se aprecia bien cuál sería el límite del desplazamiento.

La explicación de este pequeño juego articular puede estar en la proximidad con la potente articulación de la falange ungueal, que sometía a una fuerte tensión a la falange 2ª al realizar la flexión y extensión. Los ligamentos debían mantener el ajuste articular, que permitía sólo un ligero desplazamiento dorsal-palmar.

Sin embargo, lo notable de esta articulación es precisamente su falta de movilidad. Este carácter está de acuerdo con la disposición básica del autopodio de los escelidoterios: en él no existe ninguna articulación amplia, excepto las de ambas falanges ungueales.

#### Dedo II: Articulación 2ª-3ª falange.

Ninguna dificultad existe en la interpretación de esta articulación: una perfecta polea, muy regular, con ajuste completo en cualquier posición y, en especial, en las posiciones extremas de extensión y flexión.

Los valores extremos del desplazamiento son: unos  $15^\circ$  de sobreextensión, sobre los  $180^\circ$  del eje del dedo en ambos huesos; y próximo a los  $130^\circ$  de flexión. Es decir, una gran movilidad articular.

#### Dedo III: Articulación 1ª-2ª falange.

Es similar estructuralmente a la del dedo II, pero presenta algunas diferencias anatómicas y funcionales.

La articulación consta de dos mitades disimétricas.

La mitad radial presenta un cóndilo en la falange 1ª, alargado en sentido dorsal-palmar, pero no es tan saliente como en el dedo II, y está ensanchado en su mitad palmar. Su curvatura no es continua, ya que forma un saliente al comienzo de la mitad palmar. En correspondencia con la falange 1ª, la cavidad articular de la 2ª es más ancha y más profunda en la parte palmar.

La mitad cubital presenta dos articulaciones separadas, dorsal y palmar, convexas las facetas de la falange 1ª, y cóncavas las de la 2ª.

Con esta disposición, el encaje articular es total. No era posible ningún desplazamiento dorso-palmar ni lateral.

#### Dedo III: Articulación 2ª-3ª falange.

Es una polea perfecta, muy semejante a la del dedo II.

Los valores extremos del desplazamiento dorsal-palmar de la falange 3ª sobre la 2ª son: no se supera la extensión total, sobre los  $180^\circ$  del eje del dedo en ambos huesos; y se alcanzan, como en el dedo II, unos  $130^\circ$  de flexión.

## **ESTUDIO DE LOS MOVIMIENTOS**

---

### **MOVIMIENTOS DEL HOMBRO**

En estación cuadrúpeda, la parte anterior del cuerpo cuelga de la escápula y del húmero por tirantes tendinosos y musculares. Esto es patente en los mamíferos aclaviculados, sin ninguna conexión ósea de la escápula con el esqueleto del tronco. En los claviculados, que pueden añadir la conexión clavicular, la suspensión tendinosa y muscular es la más importante. Así lo es en los escelidoterios.

Las estructuras blandas que sustentan la extremidad tienen un límite preciso de distensión, y la suficiente resistencia para sostener el peso del cuerpo de una manera pasiva. La mayoría de estas estructuras son músculos, que incorporan un importante componente de fibras tendinosas, manteniendo, al mismo tiempo, su capacidad de contracción. En la descripción singular de los músculos se ha señalado esta característica, y se ha indicado su función activa y pasiva.

En las extremidades sin clavícula anatómica o funcional, la escápula puede tener una amplia libertad de movimientos, concentrando en el borde vertebral las estructuras de conexión al tronco y alargando la escápula, que tiene libre su ángulo glenoideo.

En las extremidades con clavícula funcional, que es la condición primitiva mammaliana, presente en los escelidoterios, el ángulo coracoidal queda conectado con el esternón, y no goza de esa libertad de movimientos, que es un carácter adaptativo. Ahora bien, eso no significa que la escápula esté completamente fija, ya que a esto se opone la naturaleza del resto de las conexiones escapulares al tronco.

Por lo tanto, son las adaptaciones de cada extremidad las que determinan el grado de movilidad de la escápula.

Dada la semejanza estructural de la extremidad de los escelidoterios con la del hombre, tantas veces citada, es oportuno señalar que la extremidad humana está liberada de toda función locomotora y de sostenimiento del cuerpo, y es sostenida por el cuerpo en la postura erecta y durante sus movimientos, al contrario de lo que sucede en los



cuadrúpedos. Parece que este hecho podría justificar importantes cambios anatómicos de huesos y músculos en el hombre respecto a los cuadrúpedos.

Por otra parte, es también muy diferente a la humana la adaptación braquiadora de los primates más semejantes al hombre, en los que la extremidad conserva la función locomotora, pero con el cuerpo en una suspensión que, en el caso típico, viene a resultar inversa de la de los cuadrúpedos. También este hecho, y con más motivo, parece que podría justificar notables diferencias anatómicas con el hombre.

No es así, desde luego: las diferencias anatómicas entre la extremidad de los monos braquiadores y del hombre son pequeñas. Ahora bien, su análisis muestra que son suficientes para justificar la diversidad de la función. Y algo semejante puede decirse de las diferencias con los cuadrúpedos.

Como conclusión del contraste tan frecuente entre el valor de las diferencias anatómicas y las diferencias funcionales en los órganos bien conocidos, es forzoso aceptar la dificultad de una interpretación precisa funcional de las estructuras anatómicas de un fósil.

Este trabajo procurará mantener la interpretación de los movimientos de los escelidoterios dentro de un margen aceptable de probabilidad.

---

En los escelidoterios, la clavícula no podría soportar una fuerte tensión, excepto la ejercida según su eje longitudinal, es decir, la que se opondría a que se despegase del tronco el ángulo glenoideo. La clavícula limita fuertemente el desplazamiento en este sentido, pero se opone menos a los demás, ya que su articulación esterno-costal y su longitud permiten movimientos considerables de su extremo escapular.

Los movimientos del muñón están originados por los músculos con origen cefálico, raquídeo o troncal, e inserción zonal, especialmente los de inserción escapular.

Supuesto el tronco fijo y el miembro libre, se van a considerar las características de los movimientos del muñón, que son desplazamientos y giro.

Ahora bien, tan importante como los movimientos es la fijación del muñón para que actúen los músculos motores del miembro, fijación que es realizada, para oponerse a un desplazamiento en un determinado

sentido, por los mismos músculos que causan el desplazamiento en sentido contrario.

### Desplazamientos.

1.- En sentido superior: lo realizan dos potentes músculos, el *rhomboideus* y el *trapezius*, con sus varios componentes.

La clavícula, con su oscilación dorso-ventral del extremo acromial, permite una cierta amplitud del movimiento en la parte anterior; la amplitud sería mayor en la parte posterior, por la acción del *rhomboideus dorsi*, que tendía a aproximar al raquis el borde y el ángulo posterior.

La acción de estos músculos resulta más importante para mantener fijo el muñón durante la elevación y abducción del brazo que para su desplazamiento.

2.- En sentido anterior: lo realiza el trapecio anterior y el *levator scapulae dorsalis*.

El ángulo coracoidal admite un desplazamiento pequeño, pero el desplazamiento del ángulo superior podía ser considerable. Ello implica un cierto giro sobre el ángulo coracoidal.

3.- En sentido posterior: lo realiza, de modo específico, el trapecio posterior. También el *latissimus dorsi*, que tiende, primariamente, a desplazar el brazo hacia atrás. Ambos son músculos muy potentes.

La amplitud del desplazamiento sería pequeña, puesto que a él se opone la conexión clavicular.

4.- En sentido inferior: el *serratus anterior s.s.* tiende a desplazar el ángulo posterior de la escápula en sentido ventral-caudal. El componente tendinoso de este músculo sería muy fuerte, ya que sostiene el peso del tronco en estación cuadrúpeda; pero la parte carnosa no sería muy grande, ya que no se requiere un músculo potente para su función activa.

La amplitud del desplazamiento sí podría ser considerable, bien por la acción del músculo, bien por el peso del miembro, al quedar libre de apoyo. También supondría un cierto giro sobre el ángulo coracoidal.

Giro.

No es un movimiento particular, específico de un músculo determinado, sino resultado de la combinación de varios de los desplazamientos señalados.

Dada la menor libertad de movimiento del ángulo coracoidal por la conexión clavicular, la escápula giraría un cierto ángulo sobre un eje bastante más próximo al ángulo coracoidal que al posterior. Con ello, la oscilación dorso-ventral del extremo anterior bastante mucho menos amplia que la del extremo posterior.

---

MOVIMIENTOS DEL BRAZO

La gran movilidad de la articulación humero-escapular permitiría la acción de los músculos con origen troncal o zonal, e inserción en el húmero o en el zeugopodio.

Movimiento en sentido anterior.

Los músculos que intervienen son: *deltoideus*, *pectoralis pars clavicularis*, *supraspinatus*, *coraco-brachialis* y *biceps brachii*. Basta esta relación para demostrar la importancia y potencia del movimiento.

La amplitud sería casi total, es decir, hasta quedar el brazo casi paralelo al eje del cuerpo; al sumarse el giro del hombro, se alcanzaría el adelantamiento total del brazo.

No todos los músculos intervienen al mismo tiempo y con la misma potencia, como se ha expresado en el estudio de cada uno de ellos.

Tampoco con la misma velocidad, por el diferente brazo de palanca y el diferente ángulo con que actúan. Puesto que el punto de apoyo es la articulación escapulo-humeral, la proximidad de su inserción a la articulación establece un orden en la velocidad que pueden imprimir al movimiento, que no es cambiado por el ángulo con que actúan: supraespinoso - pectoral y deltoides - coraco-braquial - biceps. Esta consideración es más teórica que práctica, ya que no actúa cada músculo aisladamente cuando se trata de adelantar el brazo.

En conclusión, este movimiento lo realizaban los escelidoterios en cualquier posición con potencia y velocidad (dentro de su lentitud general), gracias a la diversidad de músculos actuantes.

#### Movimiento en sentido posterior.

Es un movimiento muy importante, tanto si el miembro está libre como si está fijo, en cuyo caso impulsa el cuerpo hacia adelante (marcha, trepar).

Los músculos que intervienen son: *latissimus dorsi*, *teres maior* y *subscapularis*. Los tres son músculos muy potentes.

En cuanto a la velocidad que imprimen al movimiento, lo hacen, en orden descendente: subescapular - redondo mayor - gran dorsal.

En cuanto a la amplitud, alcanzaría la dirección paralela al eje del cuerpo.

La acción combinada de los tres músculos asegura la eficacia del movimiento en cualquier posición.

#### Abducción.

Realizarían este movimiento dos músculos: el *supraspinatus*, potente, y el *deltoideus*, muy potente. Ambos actuarían con el ángulo adecuado, y con mayor velocidad el *supraspinatus*, por el menor brazo de palanca.

La amplitud total del movimiento es la que permite la articulación escapulo-humeral, más el desplazamiento del muñón. No parece que superase los 60°, incluido el desplazamiento del muñón, lo cual es un valor alto en el conjunto de los mamíferos.

En la muchos movimientos del miembro anterior, la abducción se combina con el adelantamiento. En los escelidoterios, los músculos para la abducción sirven también para adelantar el miembro.

#### Adducción.

El acercamiento del miembro al plano sagital y al eje del cuerpo se produce acompañando a otros movimientos de diverso significado biológico, muy importantes en su conjunto. Por este motivo, no es de extrañar que la adducción del brazo y, consiguientemente, del miembro, esté realizada por varios músculos, responsables de esta función a partir de cualquier posición con la potencia y velocidad necesarias.

Los músculos con acción adductora del brazo son: *latissimus dorsi*, *teres maior*, *subscapularis*, *pectoralis superficialis*, *pectoralis profundus* y *coraco-brachialis*. Además, el *triceps caput longum*, que es adductor del miembro y, por consiguiente, del brazo.

Cada uno de estos músculos, o sus componentes, tiene un ángulo más favorable para la acción adductora, en potencia o en velocidad. Así ocurre con el *pectoralis pars clavicularis*, *p. p. sterno-costalis* y *p. p. abdominalis*, con acción sucesiva más favorable en ese orden. Todos estos músculos se suceden y se combinan en su acción de muchas maneras a partir de cualquier posición.

Por lo tanto, se puede contar con una adducción eficiente en la interpretación paleobiológica de los esclidoterios, objeto de este trabajo.

Como es habitual en los mamíferos, la amplitud de la adducción sería pequeña en los esclidoterios, ya que a ella se opone la presencia del tronco. Al adelantarse el miembro, este obstáculo va siendo menor, y la adducción puede ir aumentando.

#### Rotación interna y externa.

En los miembros móviles, como es el de los esclidoterios, son muy importantes los movimientos de rotación, que no suelen ser de mucha amplitud, pero que disponen al miembro para realizar con mayor utilidad otras acciones, como las de flexión y extensión. La extremidad humana es un buen ejemplo de ello.

La rotación del brazo, por sí sola, puede causar otros movimientos en los segmentos siguientes. Así, dentro de las características de la extremidad de los esclidoterios, cuando el brazo se halla en su postura normal, vertical, y el antebrazo en flexión de 90°, la rotación del brazo produce la abducción-adducción del antebrazo y mano; cuando el antebrazo está extendido, la rotación se suma a la prono-supinación del antebrazo, a efectos de la posición resultante final de la mano.

La rotación se combina con otros movimientos, a los que hace aumentar su potencia y velocidad. Esto explica la importancia de los músculos que la causan, algunos con esta exclusiva acción.

La rotación interna la realizan, principalmente, los mismos músculos que actúan en el movimiento del brazo en sentido posterior:

*latissimus dorsi*, *teres maior* y *subscapularis*, los cuales, realmente, mueven el brazo hacia adentro y hacia atrás. La acción rotatoria es ejercida a nivel superior por el subescapular y, a bastante distancia, por el redondo mayor y el gran dorsal.

Aún más distalmente se suma a esta acción la de *pectoralis superficialis*, adductor, pero también rotatorio por el lugar de inserción de su tendón.

La rotación externa la realizan el *teres minor* y el *infraspinatus* de modo específico, a veces de modo exclusivo (*Homo*). El *infraspinatus* era un músculo extenso y potente en los escleridoterios, y el *teres minor* estaría bien desarrollado.

La rotación era la acción principal de estos dos músculos, quizás la exclusiva.

### Circunducción.

No es un movimiento distinto de los considerados, sino el resultado de la combinación de todos ellos.

Era muy amplio, como era muy móvil la articulación escapulo-humeral, la más móvil del cuerpo de los escleridoterios.

---

## MOVIMIENTOS DEL ANTEBRAZO

Los músculos con origen en el tronco, cintura, estilopodio y zeugopodio, e inserción en el zeugopodio, permiten los movimientos de éste, de acuerdo con las articulaciones del codo y las radio-cubitales.

La flexión y la extensión son las dos acciones características del zeugopodio, razón de su existencia como segmento del quiridio.

La importante evolución, a partir de los tetrápodos inferiores, que lleva al miembro parasagital típico mammaliano, se consuma con la adquisición de la pronación completa, posición normal de apoyo de la extremidad anterior, independientemente de que sea o no sea capaz de supinación. Por considerarse ésta la posición normal, se ha hecho la descripción de la extremidad de los escleridoterios, en la 1ª Parte, supuesto el miembro en pronación completa.

Ahora bien, se ha hecho constar repetidas veces que no era ésta la postura normal del miembro de los escelidoterios, el cual ni siquiera era capaz de pronación completa. También se ha indicado que, en la marcha cuadrúpeda, apoyaban la mano en posición de algo más de semipronación: ésta era la posición normal del miembro de los escelidoterios. A partir de esta posición, la acción muscular podía llevar al miembro a mayor pronación o a supinación, como se considera enseguida.

La prono-supinación, presente, pero débil, en los tetrápodos inferiores, ha experimentado en los Mamíferos dos adaptaciones contrarias. Una es su pérdida total, acompañada de la fusión del cúbito y radio; es la típica de los mamíferos corredores, en movimiento según el plano sagital. La segunda es el aumento de la prono-supinación, lo que permite una gran riqueza de movimientos del miembro, a expensas de su especialización; es la típica del Hombre.

Los diversos Órdenes de los Mamíferos presentan muy diversos tipos de prono-supinación.

Los escelidoterios, como se ha comentado en el capítulo anterior, presentan movimientos bastante amplios de flexión y extensión. La prono-supinación es también amplia, con rasgos particulares: ausencia de la articulación radio-cubital distal y huesos cortos, de características intermedias entre las de los mamíferos de prono-supinación amplia y las de los carentes de ella.

Como se ha señalado en otros capítulos, el ensanchamiento general del miembro de los escelidoterios influye en varias características de sus movimientos. En efecto, el ensanchamiento de la paleta humeral, con marcadas inserciones a considerable distancia del eje del miembro, y la amplitud del zeugopodio y de la mano, permiten una fácil disposición de los músculos, y la independencia en sus acciones; además, estos músculos son, con frecuencia, bastante oblicuos al eje del miembro, con el consiguiente aumento o aparición de la función pronadora y supinadora.

### Flexión.

Aparte de otros músculos muy secundarios en su importancia o en su acción flexora, la flexión estaba realizada por los siguientes músculos: *biceps brachii*, *brachialis*, *brachio-radialis*, *pronator teres* y *flexor carpi radialis*.

El flexor más importante es el *biceps*, siendo ésta su acción primaria; también es importante el *brachialis*, exclusivamente flexor. Estos dos músculos, con inserciones señaladas en el radio y cúbito, respectivamente, realizarían una flexión equilibrada del antebrazo.

A esta acción contribuirían, de modo considerable, los otros tres músculos, que son flexores del antebrazo una vez terminada su acción específica. Más importante que la potencia que aportan, considerable, es el hecho de que lo hagan desde diversos ángulos, con diversos brazos de palanca, y en combinación con otros movimientos asociados con mucha frecuencia a la flexión.

Si a esto se añade la diversa inervación de todos los músculos flexores, se interpreta enseguida que la flexión del antebrazo en los escelidoterios era eficiente en cualquier posición, con la potencia y velocidad necesarias.

La amplitud de la flexión, por el contrario, no sería grande, por las características de la articulación del codo; quizás llegase a superar unos 20° la posición de ángulo recto entre el brazo y antebrazo. La extensión tampoco sería total, con lo que se llegaría a una amplitud de flexión-extensión de poco más de 90°.

La combinación de la flexión con los movimientos del autopodio y con la adducción del miembro permitiría el contacto del miembro con toda la parte anterior y gran parte de la región ventral del animal.

### Extensión.

El gran músculo extensor del antebrazo en los mamíferos, el *triceps brachii*, estaba muy desarrollado y diferenciado en los escelidoterios, con los tres componentes que actuaban en mejores condiciones mecánicas sucesivamente en este orden: *triceps caput longum*, *tr. c. laterale*, *tr. c. mediale*.

La acción exclusiva extensora de este músculo diferenciado era suficiente para asegurar este movimiento, pero a él contribuía también el *anconeus*, bien desarrollado y que actuaba con ángulo favorable. La acción complementaria de otros músculos extensores de la mano o de los dedos sería muy secundaria.

La amplitud de la extensión no sería total, es decir, no se alcanzarían los 180° en el ángulo brazo-antebrazo.



En cuanto a la velocidad del movimiento, el largo brazo de la potencia en esta palanca de primer género, debido al gran alargamiento del olécranon, disminuía mucho la velocidad del movimiento, que es uno de los principales en las diversas formas de marcha cuadrúpeda.

### Pronación.

Los músculos con clara acción pronadora en los escelidoterios son el *brachio-radialis*, los *extensores carpi radiales*, el *flexor carpi radialis*, el *pronator teres* y el *pronator quadratus*.

De estos músculos, los únicos específicos pronadores son el *pronator teres* y el *pronator quadratus*; los restantes son pronadores con el antebrazo en supinación, pero cesan en su acción pronadora al alcanzarse un cierto grado de pronación.

El *pronator teres* estaba bien desarrollado, y era el principal músculo pronador. El *pronator quadratus*, de modesta importancia por la cortedad de sus fibras, actuaba con el ángulo más favorable posible, en la dirección del movimiento, y su acción sería eficaz para completar la pronación.

La pronación no sería total por la cortedad del radio, a pesar de que su curvatura es favorable para alcanzar la posición cruzada sobre el cúbito; sólo se conseguiría superar algo la posición normal. La rotación del brazo aumentaría la pronación, pero tampoco se alcanzaría la pronación total; es decir, con el miembro extendido, la palma de la mano no podría apoyarse en el suelo. Esto sería posible con la flexión y elevación del codo, pero entonces el eje de la mano no sería paralelo al eje del cuerpo, sino inclinado en sentido interno.

### Supinación.

En el miembro de los escelidoterios, son varios los músculos con acción supinadora: *biceps brachii*, *supinator*, *brachio-radialis*, *extensores carpi radiales*, *abductor pollicis longus*, *extensor pollicis longus* y *flexor carpi ulnaris*.

Los más importantes son el *biceps* y el *supinator*. También sería muy considerable la acción del *abductor pollicis longus*, también llamado *rotator carpi* y *supinator manus*, denominaciones que, en el caso de los escelidoterios, concuerdan mejor con su acción, ya que no tendría relevancia la abducción del pulgar, aunque sí la de la mano. Este músculo tenía un notable desarrollo.

Los demás, en los que esta acción es secundaria, serían supinadores a partir de la máxima pronación y hasta un cierto grado de supinación, menos importantes los *extensores carpi radiales*, más importante el *brachio-radialis*.

El más potente de los músculos con acción supinadora es el biceps, que es, primariamente, el principal flexor del antebrazo. Su acción supinadora se debe a la disposición saliente y retrasada del tubérculo bicipital en el que se inserta, que tiende a situarse en posición adelantada por la tensión flexora, imprimiendo al radio un giro de dentro a fuera con un apreciable brazo de palanca.

En conclusión, todos estos músculos, de muy diversa situación e inervación, permitían la supinación con la potencia suficiente, asociada a los demás movimientos de antebrazo y de la mano.

Por las características de la articulación radio-cubital proximal, y las de las extremidades distales de ambos huesos, la supinación no sería total. Alcanzaría unos 90° a partir de la máxima pronación, que es una amplitud considerable, la cual aumentaría con la rotación externa del brazo y con la abducción del codo en flexión.

### Movimientos laterales.

La multiplicidad de estructuras anatómicas y de mecanismos fisiológicos que intervienen en los movimientos de un ser vivo a nivel de una determinada articulación, permite a veces que se produzcan ciertos movimientos que, al parecer, no deberían producirse, y que no se producen en los modelos artificiales. Así ocurre en el hombre, que presenta ligeros movimientos laterales del antebrazo.

Los escelidoterios, con una articulación del codo mucho menos precisa que la humana, con cierta holgura, debían presentar considerables movimientos laterales, cuya limitación vendría impuesta por los ligamentos. Para estos movimientos o, mejor, desplazamientos, no se requerían músculos específicos.

El sentido funcional de esta capacidad de desplazamiento sería el de disponer mejor el antebrazo para otros movimientos propios y de la mano.

---

### MOVIMIENTOS DE LA MANO

La mano es movida por los músculos con origen en el estilopodio y zeugopodio; e inserción en el autopodio. Unos son músculos motores de la mano propiamente dichos, con inserción en el basipodio y metapodio; otros, con inserción en el acropodio, mueven la mano, e incluso el antebrazo, según sea su origen, una vez terminada su acción sobre los dedos.

El autopodio de los escleridoterios, como segmento funcional del miembro, tiene una longitud similar a la del zeugopodio, y no muy inferior a la del estilopodio. Éste es un carácter notable en el conjunto de los mamíferos, e importante en la Anatomía Funcional de la extremidad.

En cuanto al ensanchamiento general del miembro, se acaba de indicar su influencia en los movimientos del antebrazo, igualmente aplicable a los de la mano. Hay que añadir que los movimientos de abducción y de adducción se ven facilitados por la situación de los músculos a mayor distancia del eje del miembro.

Dos rasgos del autopodio condicionan y ayudan a interpretar las características de sus movimientos: la existencia de dos únicas articulaciones ampliamente móviles, la zeugopodio-carpal y la de la 3ª falange; y el hecho de que apoyasen la mano en semipronación.

Existía, además, en la mano de los escleridoterios, una articulación móvil o, más bien, que toleraba un desplazamiento amplio, forzado: es la articulación escafoides- metacarpiano I, que se ha comentado en el capítulo anterior. Este metacarpiano podría inclinarse unos 45° en sentido dorsal.

En este estudio no se ha encontrado significado biológico a este movimiento, considerado aisladamente. La única interpretación posible resulta la de considerar este desplazamiento, causado por la acción del *abductor pollicis longus* y del *extensor pollicis longus*, como previo a la subsiguiente acción principal de estos músculos, que se ejercería sobre la mano.

### Flexión.

La flexión de la mano la realizaban estos músculos: *flexor carpi radialis*, *palmaris longus externus*, *flexor carpi ulnaris* y *flexor digitorum profundus*. El más potente de ellos era el *flexor digitorum profundus*.

La sucesión y la distribución de sus inserciones, a distinto nivel de la mano, y la diferente inervación, permitirían una flexión equilibrada y con la adecuada potencia en cada caso, que sería grande si intervenían todos los músculos.

La amplitud de la flexión superaría los 45°, con el juego de las articulaciones zeugopodio-carpales y la articulación intermedia del carpo.

### Extensión.

Los músculos extensores de la mano de los escelidoterios son: *extensores carpi radiales (longus y brevis)*, *extensor carpi ulnaris*, *extensor digitorum communis*, *extensor digitorum lateralis* y *extensor pollicis longus*. Estos músculos, con sus inserciones en el carpo y en los cinco dedos (parte distal de los metacarpianos o 3ª falange, realizaban una extensión equilibrada y eficaz de la mano.

La amplitud de la extensión sería de unos 45°, corta en el conjunto de los mamíferos, pero hay que tener en cuenta que los escelidoterios apoyaban la mano en semipronación en la marcha y estación cuadrúpedas.

### Abducción.

Tienen clara acción abductora los *extensores carpi radiales*, mayor la del *e. c. r. longus*, por su inserción más alejada del eje de la mano. El *abductor pollicis longus* y el *flexor carpi radialis* son muy oblicuos al eje del miembro en supinación, con lo que su acción abductora sería pequeña en esa posición, e iría aumentando con la pronación.

Estos músculos realizarían una corta abducción, que contribuiría a la eficacia de otros movimientos de la mano.

### Adducción.

El hecho de apoyar la mano en semipronación produce un cambio cualitativo en el significado funcional de esta acción en los escelidoterios, que se convierte en movimiento locomotor, sustituyendo en su mayor parte a la flexión, que es el movimiento locomotor normal

en los mamíferos cuadrúpedos. Ahora bien, los movimientos de la mano no suelen tener tanta importancia cuantitativa en la locomoción como los del antebrazo y brazo.

La adducción era realizada, principalmente, por el *extensor carpi ulnaris* y el *flexor carpi ulnaris*, músculos bien desarrollados en los escelidoterios, y bien dispuestos para la función adductora: paralelos al eje del miembro, desplazados de él, y con inserciones dorsal y palmar, respectivamente.

Más importante que el impulso que pudieran conseguir los escelidoterios con la contracción de estos músculos cubitales, sería la retención de la mano en la posición adecuada al soportar el peso del cuerpo, acción que realizarían estos músculos, actuando como ligamentos activos.

#### Poner en cuenco o en canal.

La extensa palma de la mano ósea de los escelidoterios tiene, estando extendida, forma de canal, más cerrado en la parte proximal, y más abierto en la parte distal. El fondo de este canal lo forman los segmentos rígidos carpo-metacarpo-1ª y 2ª falange de los dedos II y III, que están contiguos, sin apenas movimiento relativo entre las piezas de cada segmento. La flexión de las falanges ungueales cierra en parte el canal por su extremo distal, y le da una cierta forma de cuenco.

Esta forma de canal podría señalarse algo mejor con la acción de los músculos palmares, acercando las extremidades distales de los metacarpianos IV y V al eje de la mano, y acercando algo los bordes palmares de los dos segmentos rígidos contiguos.

Estas consideraciones se refieren a la mano ósea, con marcada concavidad palmar. Los tejidos blandos que la recubrían podían modificar esta disposición cóncava, aumentando o disminuyendo la concavidad.

---

### MOVIMIENTOS DE LOS DEDOS

Los movimientos del dedo I en las formas de *Scelidodon*, con falanges reducidas y articulaciones simplificadas, serían casi exclusivamente los de una flexión y extensión imperfectas; en las formas de *Scelidotherium*, serían insignificantes.

También serían de nula significación funcional los pequeños movimientos que pudiesen realizar las reducidas falanges de los dedos IV y V.

Este trabajo prescindirá del estudio de estos movimientos, y se limitará a los de los dedos II y III, como se hizo en el capítulo anterior con las articulaciones correspondientes.

Por otra parte, estos dedos no presentan más que una articulación para movimientos amplios, que es la de la falange ungueal, con músculos importantes para su flexión y extensión. En el estudio de todos los demás músculos de la mano se ha resaltado su poca importancia funcional, al mismo tiempo que su notable constancia y su gran variabilidad, sobre todo por lo que se refiere a los *contrahentes*, *lumbricales*, *interossei* y, quizás, a los *adductores breves digitorum manus*. Sería congruente con los demás rasgos de la mano un desarrollo relativamente importante de estos pequeños músculos, pero no es posible determinar sus características y sus funciones.

Por consiguiente, no se va a considerar en este trabajo la función motora de estos músculos.

---

### Flexión.

Como se ha considerado en el estudio de la musculatura, existiría un único flexor importante de la falange 3ª, el *flexor digitorum profundus*, muy desarrollado.

La flexión sería potente y bastante rápida, en contraste con la lentitud de otros movimientos del miembro.

La amplitud alcanzaría los 130°, que es un valor muy alto.

### Extensión.

Un único tendón en cada dedo realizaría la extensión, pertenecientes al *extensor digitorum communis* y al *extensor indicis proprius*, fusionados los de los dos músculos para el dedo II, y sólo del *e. d. communis* o, quizás, de los dos, para el dedo III.

La extensión sería potente y rápida, más rápida que la flexión; sería el movimiento más rápido de la extremidad de los escelidoterios.

La amplitud alcanzaría los 180° en el dedo III, y los sobrepasaría en unos 15° en el dedo II.

### Movimientos laterales.

Existía la tensión lateral durante el apoyo cuadrúpedo, que tendía a desplazar los dedos en sentido radial, con los efectos señalados en los dedos IV y V, por una parte, y también en los dedos II y III.

Respecto a éstos, la forma de las falanges y de sus articulaciones indican que podían soportar bien las tensiones laterales, con mínimos desplazamientos, para los cuales no se encuentra otro significado funcional que el derivado de la elasticidad inherente a las estructuras articulares.

**PARTE 4<sup>a</sup>**  
**PALEOBIOLOGIA**  
**DE LOS**  
**ESCELIDOTERIOS**



## LOS PALEOECOSISTEMAS DE LOS ESCOLIDOTERIOS

El gran desarrollo de la Ecología, como Ciencia de madurez de todos los conocimientos biológicos, se ha producido en los últimos tiempos. Paralelamente, se está desarrollando la Paleoecología, con el retraso que impone el diverso grado de conocimiento de los ecosistemas actuales y pasados.

El conocimiento de los paleoecosistemas se va produciendo a medida que se van precisando sus características geológicas y biológicas, es decir, a medida que se van obteniendo datos sobre sus biotopos (Paleogeografía, Paleoclimatología) y sus biocenosis (Paleobiogeografía, Paleobotánica). Sólo cuando estos datos son suficientes, se puede estudiar, más o menos extensamente, el paleoecosistema.

Como se ha citado anteriormente, los estudios paleoecológicos de Suramérica están muy atrasados, más que los de Norteamérica o de Europa; pero se están desarrollando en los últimos tiempos, y existe la preocupación generalizada de su necesidad. En efecto, aparte de los trabajos específicos sobre estos temas, ya considerables, se tratan constantemente los aspectos paleoambientales y paleobiogeográficos en los trabajos recientes sobre edades-mamífero, unidades-mamífero y faunas locales.

Los ecosistemas del Cuaternario, obviamente, son los mejor conocidos. Como en todo proceso histórico, disponemos de mayor abundancia de datos sobre la época más reciente. Además, la proximidad en el tiempo permite aplicar al Cuaternario métodos de datación no válidos para una antigüedad mayor; y extender a sus ecosistemas los procesos ecológicos actuales, en una extrapolación mucho más precisa para ellos que para los ecosistemas anteriores.

Los escelidoterios han tenido su mayor desarrollo en la llanura chaco-pampeana durante el Cuaternario. Este ecosistema es bastante conocido, el biotopo mucho más que la biocenosis. Se estudiarán en este trabajo varias de sus características en relación con los escelidoterios, para intentar llegar a una interpretación paleobiológica básica de este grupo.

Otros ecosistemas, en los que vivieron los escelidoterios, son mucho menos conocidos, y nos pueden orientar muy poco en la interpretación de la paleobiología de los escelidoterios. Este trabajo se

limita a señalar su existencia, con algunos breves comentarios en relación con la llanura chaco-pampeana.

En todo lo relacionado con el Cuaternario argentino y, en general, con todas las cuestiones de la Estratigrafía y Bioestratigrafía, se procurará en este estudio utilizar los conocimientos más sólidamente establecidos y la terminología más usual, ya que este trabajo no pretende investigar estos temas, sino interpretarlos en su relación con la vida de los escleridoterios. En todas estas cuestiones, y en la actualización de los conocimientos, se han seguido principalmente los trabajos de M.H. Iriondo.

### LA LLANURA CHACO-PAMPEANA EN EL CUATERNARIO

Se utiliza el término "llanura chaco-pampeana" por su mayor uso actual, con preferencia al de "llanura chaco-bonaerense", más utilizado hasta hace pocos años. Se usa con un sentido descriptivo, poco preciso geográficamente, pero adecuado al objetivo de este trabajo.

Se explica brevemente el sentido de este término.

Con los criterios geográficos actuales, se consideran la región de las Pampas (Pampas húmedas y Pampas secas, en la Argentina, unos 560.000 Km<sup>2</sup>.); y la región del Chaco (más de 800.000 Km<sup>2</sup>., en Argentina, Paraguay y Bolivia). No son precisos los límites entre ambas, ni lo son los límites con las llanuras que las continúan por el Este, las del Paraná y Entre Ríos, de características geomorfológicas semejantes.

Este extenso territorio, una de las grandes llanuras actuales de la tierra, es una gran unidad fisiográfica de características geológicas y geográficas bastante uniformes. En esta gran llanura se dan las variaciones climáticas que cabe esperar por la diferencia de latitud entre sus zonas extremas, más de 20°, y por la diversa situación de sus zonas orientales y occidentales respecto al mar y los Andes.

Es adecuado el término "zonas" porque estas variaciones climáticas, sobre todo de temperatura y humedad, se presentan en forma aproximadamente zonal, norte-sur y este-oeste. Sin embargo, las variaciones de estos factores climáticos no son muy grandes, y no impiden que esta extensa llanura pueda ser considerada, en conjunto, como un gran ecosistema.

A lo largo del Cuaternario, esta llanura ha mantenido sus características básicas actuales, por una parte; pero, además, ha

experimentado variaciones climáticas considerables, ciertamente no tan intensas como las glaciaciones de Europa o Norteamérica en latitudes similares. Es decir, este gran ecosistema no ha cambiado fundamentalmente a lo largo del Cuaternario, pero sí ha variado la distribución geográfica de una zonas climáticas semejantes a las actuales. Se han estudiado aspectos parciales de estos cambios, pero no se ha precisado adecuadamente la sucesión temporal y la situación geográfica de las variaciones sucesivas.

Por lo tanto, la consideración de esta llanura en relación con la vida de los escelidoterios en la época de su mayor abundancia, tiene que mantenerse dentro de un marco de características generales; ahora bien, esto es suficiente para los objetivos que se pretenden en esta parte del trabajo.

Desde luego, toda mejor información al respecto afianzaría la validez de las conclusiones que se puedan sacar. Esperemos que prosigan los estudios de estos temas, y que en un futuro próximo se puedan abordar con mayor precisión los estudios paleoecológicos de los mamíferos suramericanos.

Por todas estas consideraciones, el término "llanura chaco-pampeana", un tanto impreciso en sí mismo, resulta suficiente para significar el gran ecosistema ocupado preferentemente por los escelidoterios.

## A.- EL BIOTOPO

Se van a considerar las principales características geológicas y geográficas de esta región durante el Cuaternario, en estos apartados: relieve, hidrografía, zonas pantanosas, clima.

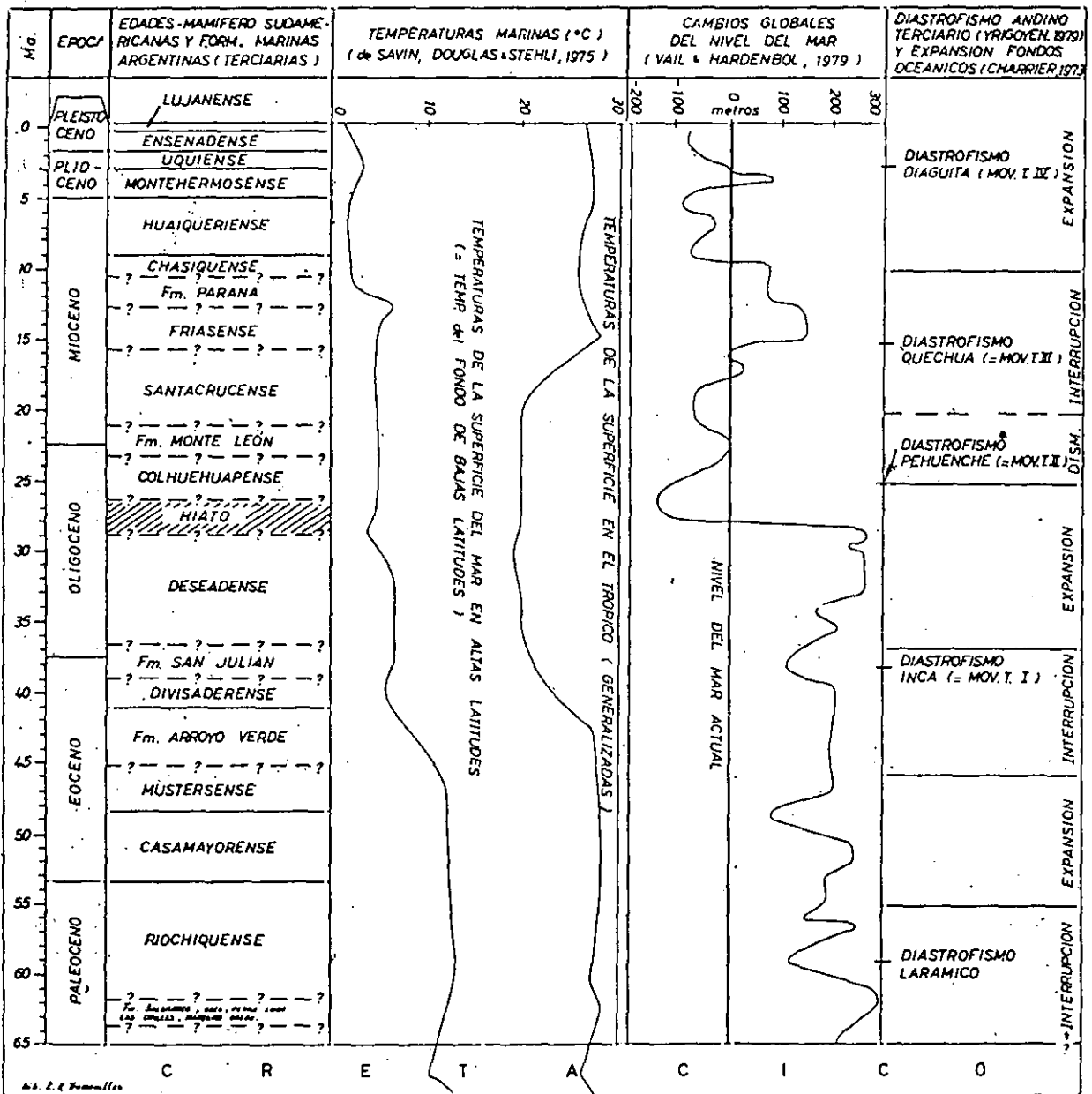
### 1.- Relieve.

Las condiciones geográficas fundamentales de este biotopo, los límites y la altitud, no han variado apreciablemente durante el Cuaternario, una vez fijadas después de las importantes vicisitudes geológicas del Terciario. Dos trabajos resumen con claridad esta historia geológica y sus consecuencias paleontológicas:

"Evolución de las comunidades de los Vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados." (Pascual, R. y Odreman, O., 1971).

"La sucesión de las Edades-Mamífero, de los climas y del diastrofismo sudamericanos durante el Cenozoico: fenómenos concurrentes." (Pascual, R., 1984).

Se reproduce el cuadro que inserta el autor en el segundo de estos trabajos, que nos ofrece una visión de conjunto de esos fenómenos y sus correlaciones.



Toda esta región, terminadas las transgresiones marinas, ha sido una gran llanura durante el Cuaternario. Ahora bien, esto no significa que haya sido geológicamente inactiva durante este tiempo: se ha producido en ella una intensa actividad neotectónica, y no ha cesado la actividad morfogenética, que ha configurado la llanura con sus caracteres actuales.

En cuanto a la actividad neotectónica, se han estudiado diversas fracturas en ella, con movimientos acusados en el Cuaternario. Se trata de enormes fracturas de cientos de kilómetros de longitud, hasta 480 Km., que fragmentan la llanura en bloques de muchos miles de Km.<sup>2</sup> de extensión. Se han señalado diversos movimientos de balance de estos bloques a lo largo del Cuaternario, que han basculado con valores de hasta 40 metros, resultado de la compresión a la que está sometida toda la llanura. Nos referimos a movimientos de balance durante el Cuaternario, independientemente de que estas fracturas se hayan producido en este período o se hayan activado en él. El río Paraná corre por varias de estas fracturas, sin variaciones considerables desde el Plioceno, una vez terminada la notable transgresión paranense, producida durante el Mioceno.

La parte oriental de la llanura chaco-pampeana, y su continuación en la llanura del Paraná y Entre Ríos, ha sido la más afectada por estos movimientos de las fracturas.

La intensa sedimentación cuaternaria, fluvial y eólica, ha ido borrando los desniveles geográficos producidos, igualándolos en la llanura.

En cuanto a la actividad morfogenética, hay que señalar la correspondiente a los abanicos fluviales y al depósito de loess.

La parte occidental de la llanura está ocupada, en su mayor parte, por extensos abanicos fluviales, de un desarrollo extraordinario. El mayor de ellos, el del río Salado, tiene una longitud de 650 Km. (750 el del río Pilcomayo), con una anchura de 350. La débil pendiente de estos abanicos los hace estar plenamente incorporados a la llanura, pero mantienen su condición de abanico fluvial, con múltiples cauces abandonados de la corriente principal y de sus ramificaciones, señalados incluso en los mapas geográficos actuales. El caso más notable es el del río Bermejo, que hace 100 años cambió su cauce en 200 Km.

Los vértices de estos abanicos han permanecido estables durante el Cuaternario, pero durante este tiempo la actividad morfogenética no ha cesado, extendiendo constantemente los materiales

detríticos, acción que se continúa en la actualidad. La escasa pendiente sólo permite el transporte de materiales muy finos, limos y arcillas, en suspensión en las aguas, que a veces son sumamente turbias ("río Bermejo").

Muy característica de toda la llanura chaco-pampeana ha sido la sedimentación eólica durante el Cuaternario, bien conocida por su situación superficial. El loess ha recubierto toda la llanura con polvo procedente, en su mayor parte, del piedemonte andino, con zonas de origen que han variado geográficamente en función de los cambios climáticos. Este proceso continúa en la actualidad.

Ahora bien, en otras fases del Cuaternario, una parte de este loess se ha originado también en las formaciones aluviales de los ríos orientales, Paraná y Uruguay, como han demostrado los análisis mineralógicos.

En esta consideración de la llanura como biotopo de los esclerodoteros, no es necesario precisar más los cambios de relieve, de hidrografía y de materiales producidos a lo largo del Cuaternario, puesto que no han afectado a los caracteres propios de la gran llanura regional, sino sólo a la distribución geográfica temporal de estos elementos.

## 2.- Hidrografía.

La gran llanura argentina esta atravesada por el Paraná y por sus grandes afluentes andinos de la margen derecha. Además, presenta una extensa red de ríos y arroyos secundarios, que son el desagüe de la propia llanura, a veces con amplias extensiones endorreicas; en conjunto, muchos cauces de agua, de poca corriente y poca profundidad. Lo mismo ocurre en la parte de las Pampas que no es cuenca del Paraná. Estas características se han mantenido durante el Cuaternario.

Ahora bien, toda red hidrográfica es dependiente de la pluviosidad, y acusa más o menos intensamente las variaciones estacionales y, mucho más, las variaciones climáticas, cuando se considera un período de tiempo suficientemente extenso. El efecto inmediato de variación de caudal va acompañado normalmente de la variación en las acciones morfogenéticas.

En esta región se producen apreciables variaciones estacionales; y en ella se han producido importantes variaciones climáticas a lo largo del Cuaternario. El aumento de precipitaciones inunda la llanura más o

menos intensamente de forma periódica, estacional, o bien de forma ocasional, con una frecuencia imprevisible. Es buen ejemplo la gran avenida del Pilcomayo de 1980, que inundó una zona de unos 250 Km. de longitud y unos 7 a 12 Km. de anchura.

Las repercusiones de estas variaciones son inmediatas en lo que se refiere al biotopo acuático de esas corrientes, pero afecta también al biotopo terrestre circundante, con acusados efectos en la biocenosis. Son conocidos los casos de rebaños que mueren de inanición al quedar inundados sus pastos.

### 3.- Zonas pantanosas.

El rasgo geográfico más notable en toda la llanura chaco-pampeana es la presencia de extensas zonas pantanosas, situación que ha persistido a lo largo del Cuaternario.

En su forma más característica se trata de extensas láminas de agua de muy poca profundidad, menos de 1 m., cubiertas de típica vegetación palustre de Poáceas y Ciperáceas, y con abundantes plantas flotantes. Suelen ser estanque alargados, de decenas de kilómetros de longitud. La parte central de estos estanques está con frecuencia libre de vegetación, y por ella fluye una corriente muy poco intensa, a veces de dirección variable en función de la pluviosidad local o de las avenidas de los ríos mayores. En las zonas libres de vegetación el fondo presenta condiciones anaerobias, con abundante fermentación de los restos vegetales.

Por esta variabilidad en las aportaciones fluvio-pluviales, las zonas pantanosas son variables en situación y en extensión; son especialmente inestables los frentes de los grandes abanicos fluviales, en donde las zonas pantanosas adquieren notable extensión.

Durante el Cuaternario los caracteres principales de la llanura no han cambiado, pero hay tener en cuenta que las oscilaciones climáticas han sido intensas, con sus naturales repercusiones en las zonas pantanosas. A estas variaciones de origen climatológico hay que añadir las ocasionadas por los cambios de nivel de la llanura al bascular sus bloques durante este período.

Ahora bien, como ya se ha advertido, se trata de variaciones geográficas locales, que se producen sin cambiar las características globales de esta gran llanura a lo largo del Cuaternario.

En un reciente trabajo, Iriondo (1989) estudia los lagos cuaternarios en la Argentina. El estudio de los sedimentos muestra la existencia, a lo largo del Cuaternario, de condiciones semejantes a las actuales. En concreto, los depósitos pampeanos de arcillas más o menos limosas se presentan en una facies parda o en una facies verdosa, que corresponden, respectivamente, a sedimentos depositados en zonas pantanosas sometidas a desecación estacional, o a zonas pantanosas permanentes.

La extensión de las formaciones lacustres cuaternarias argentinas resulta muy grande. En concreto, unos 65.000 Km.<sup>2</sup> en el Chaco argentino; unos 38.000 en la Pampa; unos 93.000 en el sistema del Paraná y Formación Hernandarias; y unos 27.000 en las playas y lagunas salinas del Noroeste árido.

#### 4.- Climas.

"El conocimiento de los climas del Cuaternario de la llanura argentina es escaso. Los indicadores climáticos corrientes, tales como el polen, no han sido estudiados". (Iriondo, 1987). La autoridad de este testimonio hace innecesario cualquier comentario en este sentido.

No obstante, en el mismo trabajo, el autor propone un esquema de la sucesión climática en el Cuaternario, que considera sólidamente establecido. Queda patente que echa de menos una mejor información de este tema; y, también, que este tema es conocido al menos lo suficientemente como para poder llegar a algunas conclusiones válidas.

Forzosamente, este trabajo utilizará los conocimientos ciertos del clima en la llanura chaco-pampeana durante el Cuaternario, que resultan suficientes para los objetivos propuestos; y hay que lamentar, en este punto del trabajo, que no se hayan hecho estudios polínicos sistemáticos, tan importantes para el conocimiento del clima. Con mayor motivo aún se echarán de menos estos estudios polínicos cuando se intente estudiar las comunidades vegetales de este biotopo.

En la consideración del clima del Cuaternario, es obligada la referencia al clima actual. Esta norma, válida en general, es especialmente útil para el Cuaternario argentino, y para el estudio de los gravígrados. En efecto, los grandes gravígrados han existido en la Argentina hasta época muy reciente, unos 8.000 años A.P.; y la última oscilación climática notable se ha producido hace unos 1.000 años. Con



estas cifras, es patente la continuidad de la evolución climática Cuaternario-actual.

Por lo tanto, al denominar "húmedo" o "frío" a los diversos períodos o fases del Cuaternario, se quiere significar, ante todo, más húmedo o más frío que el actual; después, se puede intentar precisar la cuantía de la variación.

No se va a recoger en este trabajo una descripción de este clima, perfectamente conocido. Sólo se resaltará, por su importancia para las biocenosis, que la llanura chaco-pampeana está sometida a variaciones estacionales.

Se puede decir que en toda esta gran llanura las variaciones estacionales son las normales en las latitudes medias; y teniendo en cuenta la diferente latitud de sus regiones extremas. Sin embargo, dos factores modifican esta variabilidad: la influencia marítima y la influencia patagónica.

La influencia marítima se deja sentir extensamente en la zona oriental de la llanura, más en las regiones costeras, que es precisamente donde se localiza la mayor abundancia de restos de escelidoterios. Como es regla general, la influencia marítima dulcifica las variaciones climáticas latitudinales.

Por el contrario, la influencia patagónica, continental, tiende a acrecentar esas diferencias. Especialmente, el viento invernal, seco y frío, se convierte en un factor climático importante en las regiones meridionales, con gran influencia en las biocenosis afectadas.

Oscilaciones climáticas.- El carácter principal del Cuaternario argentino es el presentar acusadas sucesiones de períodos más menos húmedos y áridos, cálidos y fríos. Así se recoge, de manera constante y generalizada, no sólo en los estudios del Cuaternario, sino en los numerosos trabajos paleontológicos recientes sobre cualquier grupo fósil, con constante referencia a los "aspectos paleoclimáticos". Se citan sólo algunos ejemplos importantes:

Bondesio, 1978; Tonni y Fidalgo, 1978; Tonni y Laza, 1980; Tonni y Politis, 1980; Tonni y Fidalgo, 1982; D'Antoni, 1983; Politis, Tonni y Fidalgo, 1983; Salemme, 1983; Tonni, 1985; Ubilla, 1985; Berman y Tonni, 1987; Tonni, Bargo y Prado, 1988; Alberdi, Menegaz, Prado y Tonni, 1989; Prado y Bargo, 1989.

Se recogen en un cuadro de conjunto diversos datos de las fases del Cuaternario argentino, con sus formaciones, variaciones climáticas y cronología. Están tomados de los trabajos citados, sin pretender criticarlos, menos aún corregirlos; sencillamente, es el marco de referencia utilizado en este trabajo (pág. siguiente).

## B.-LA BIOCECENOSIS

Varias veces se ha aludido a la queja generalizada de los estudiosos por no disponer de un trabajo completo sobre las biocenosis del Cuaternario argentino, que sería de tanta utilidad en las nuevas interpretaciones paleobiológicas que se intentasen. No queda sino procurar usar los datos de que se dispone lo mejor posible.

### 1.- Formaciones vegetales.

En los ecosistemas terrestres, la formación vegetal característica es su rasgo más importante, frecuentemente definitorio: pradera, bosque, sabana. Desde el punto de vista ecológico, lo importante es la formación vegetal, y no la sistemática de la misma; es decir, dos formaciones vegetales muy semejantes ecológicamente pueden estar formadas por plantas muy diferentes sistemáticamente.

En consecuencia, se produce la caracterización ecológica de los animales, también con independencia de su sistemática: animales de bosque, de sabana, de pradera. En la práctica, como hemos indicado, se llega a designar los ecosistemas terrestres por su formación vegetal: selva tropical, selva monzónica, taiga.

Por todo ello, se ha titulado este epígrafe "Formaciones vegetales". Sería deseable poderlo desarrollar con la reseña de las "Poblaciones vegetales" coetáneas de los escelidoterios, pero esto no es posible con el conocimiento actual del Neógeno y del Cuaternario suramericano.

Parece que la gran llanura chaco-pampeana fue bosque durante el Terciario medio, antes de la aparición de los escelidoterios, cuando aún estaba abierta a la influencia pacífica. El bosque se hizo menos denso y se transformó en sabana arbórea o arbustiva al formarse los Andes. Se admite que con la elevación andina de la fase quechua en el Mioceno medio (Santacrucense-Friasense), se fueron estableciendo las condiciones

## CUADRO-MARCO DEL CUATERNARIO ARGENTINO

9, 3	PL. Plioc. in. medio	PL. Plioc. sup.	PL. Plioc. inferior	PL. Pleistoceno medio	PL. Pleistoceno superior tardío	10.000 años	0,3 mill. años	1.000	3.000	1.000	Cronología absoluta A.P.
	Plasencia	Asiense	Calabriense	Siciliense, Tirreniense, Versiliense				Holoceno		Edades	Europa
	Clarendonense	Blanchense	Irvingtonense	Rancholabrense						Norteamérica	
	Huayquerense	Monte Hermoense	Uquiense	Ensenadense	Lujanense	Reciente	Inter-Ana-glacial		pleni-glacial	Ciclo glacial	Edades-mamífero
	Ituzaingó			Rosario	Tezanos Pinto	San Guillermo	Formaciones		Climas		
	Húmedo	Arido	Húmedo	•	Arido Frío	Húmedo	Arido	Actual			

climáticas actuales, y la formación vegetal predominante fue evolucionando de sabana arbustiva a pampa. Este cambio coincide con la evolución de los esclidoterios.

En el Cuaternario, sólo queda arbolado en el delta del Paraná y en la franja costera del Río de la Plata. Dadas las considerables variaciones climáticas de la región durante este período, es de suponer que se producirían también variaciones en la extensión y densidad del área boscosa, pero no es posible precisar estos cambios. De nuevo tiene que servir de referencia, como valor medio, la situación actual.

Son cuatro las formaciones vegetales de esta región:

- a) Vegetación de zona pantanosa siempre húmeda, con plantas enraizadas y plantas flotantes.
- b) Vegetación de tipo estepario con matas de Poáceas aisladas y suelo seco entre ellas.
- c) Vegetación de características intermedias, en las zonas más o menos húmedas con encharcamiento estacional.

Es carácter común a estas tres formaciones la ausencia de bosque.

- d) Vegetación de tipo deltaico, de bosque no muy denso, con abundantes cursos de agua y áreas pantanosas, en el delta del Paraná y franja litoral del Río de la Plata.

Las tres primeras formaciones, las típicas de la llanura chaco-pampeana, se distribuyen en mosaico en grandes extensiones unitarias, afectadas también por la variación de la latitud y de las precipitaciones; es decir, con mayor desarrollo, en general, de la formación esteparia hacia el sur y hacia el oeste.

La cuarta formación, deltaico-litoral, con arbolado, se sitúa en la zona de clima más benigno y más uniforme.

No es necesario incluir la reseña taxonómica de estas formaciones, que es bien conocida, y que no afecta a este estudio tal como se ha planteado. Baste citar el trabajo de Hauman, Burkart, Parodi y Cabrera (1947).

En relación con los objetivos de este trabajo, resulta muy importante la existencia de arbolado, como se pondrá de manifiesto al estudiar la paleobiología de los esclidoterios.

## 2.- Poblaciones animales.

Resulta superfluo cualquier intento de resaltar la variedad y la originalidad de la fauna suramericana coetánea de los esclidoterios. No se hace en este trabajo, ni es necesario.

Tampoco es necesario lamentar, una vez más, la falta de estudios sobre las biocenosis suramericanas; no obstante, parece obligada una referencia a la falta de estudios completos sobre los yacimientos en los que aparecen los esclidoterios.

Los estudios de Tafonomía se han desarrollado ampliamente en los últimos años. El disponer de los valiosos datos que proporcionan la Sedimentología y la Geocronología, especialmente, ha permitido un conocimiento más completo de los yacimientos fosilíferos, y ha facilitado la interpretación tafonómica de los mismos, con decisivas conclusiones sobre las tanatocenosis, las biocenosis y, en definitiva, sobre los paleoecosistemas. En lo que respecta a los esclidoterios, no están hechos estos estudios.

A pesar de esta limitación, conocemos bien las asociaciones mammalianas precisamente por el establecimiento de las Edades-Mamífero, en cuanto al hecho de la coexistencia de las especies. También tenemos una idea aproximada de su abundancia. Por el contrario, apenas se ha intentado señalar las relaciones interespecíficas entre las poblaciones mammalianas.

Limitándonos a la llanura chaco-pampeana durante el Pleistoceno, el tiempo de mayor abundancia de los esclidoterios, basta la simple relación de los principales grupos para constatar la riqueza de formas de mamíferos herbívoros, especialmente de grandes herbívoros: *Megatherioidea*, Mastodontes, Toxodóntidos, Mesotéridos, Équidos, Tapíridos, Macrauquénidos, Gliptodóntidos, Camélidos, Cérvidos.... Todos ellos han convivido en zonas del territorio bonaerense de riqueza y abundancia no inferior a la de cualquiera otra biocenosis conocida.

En contraste con la abundancia de herbívoros suramericanos durante el Terciario, los carnívoros terrestres han sido mucho más escasos y de modesta potencia, aunque no menos originales: el grupo de los Borghiénidos, no muy rápidos, y las veloces Gruiformes carnívoras. Sólo un depredador autóctono, el *Tylacosmilus*, alcanza la consideración de gran depredador. Habría que tener en cuenta también, entre los

depredadores, a los grandes reptiles, Cocodrílidos y Ofidios, eficaces en muchos biotopos de este tipo, pero mal conocidos en este paleoecosistema.

Es muy significativo que estos carnívoros autóctonos hayan declinado y desaparecido al final del Terciario, y hayan sido sustituidos totalmente en el Pleistoceno por los nuevos invasores de origen norteamericano, de la máxima eficacia depredadora: Úrsidos, Cánidos, Félidos, con otras familias de talla menor. Esto supone un aumento cualitativo en favor de los carnívoros, y también, al parecer, un aumento cuantitativo, aunque parece probable que no alcanzaran la abundancia relativa de los herbívoros. Desde luego, nos faltan los estudios necesarios para precisar la relación herbívoros/carnívoros en los ecosistemas suramericanos.

### OTROS ECOSISTEMAS

Aunque la mayor abundancia de restos de escelidoterios se localiza en la región chaco-pampeana, son conocidos en la mayor parte de Suramérica hasta una alta latitud. Estos yacimientos se encuentran en la región tropical, en la región templado-cálida y en la región templado-fría. Es de destacar su presencia en numerosos yacimientos andinos de hasta 4.000 m. de altura.

En las descripciones originales de todos estos yacimientos se encuentran datos de interés en relación con la investigación de los paleoecosistemas, pero los estudios están hechos con criterios y objetivos distintos de los actuales.

Este trabajo no se propone interpretar estos datos, ni intentar deducir las características de aquellos paleoecosistemas. Como único ejemplo, se hace referencia al yacimiento de Tarija, uno de los mejor conocidos.

En su importante trabajo sobre los mamíferos de este yacimiento, utiliza Boule (1920) las descripciones y observaciones anteriores de Weddel, de Carles, Nordenskjöld, Rosen, Steinmann, Hoek, von Bistram y Dereims. Las gruesas capas fosilíferas son depósitos aluviales de limos y arenas, con capas irregularmente intercaladas. Estas capas pueden ser de gravas y cantos rodados, consecuencia de acciones fluviales de bastante intensidad; o de masas blancas o verdosas, depositadas en fases más tranquilas; o de depósitos ligníticos, resultado de sedimentación en terrenos pantanosos, producida en condiciones anaerobias. En todo su estudio, Boule deja sentir su convicción de que la

fauna de Tarija, tan semejante a la de la Pampa, habitaba parajes más cálidos y húmedos que los actuales, semejantes a los de la Pampa Húmeda actual.

Biotopos de llanuras locales más o menos extensas, con corrientes de agua poco intensas, y con áreas pantanosas, existen en toda Suramérica, en cualquier latitud. Un estudio adecuado de los yacimientos nos deberá informar de las condiciones climáticas en las que vivieron los escelidoterios; pero, con los datos actuales, parece que pueden ser similares a las que se han sucedido en la llanura chaco-pampeana durante el Cuaternario.

## LOCOMOCION DE LOS ESCOLIDOTERIOS

La acción de los músculos sobre el esqueleto origina diversos efectos estáticos y dinámicos: son las "actitudes" y los "movimientos", bien estudiados primero en el hombre y animales domésticos, y luego extendidos a los animales en libertad.

Se citan algunos conceptos básicos que se van a aplicar a la interpretación paleobiológica de los esclidoterios (Morros, 1961).

Las actitudes pueden ser "estaciones" o "decúbitos".

La estación bípeda (hombre) y la estación cuadrúpeda (caballo) requiere una actuación muscular constante para mantener la rigidez corporal necesaria y para mantener al centro de gravedad dentro de la superficie comprendida entre los puntos de apoyo. Una adaptación funcional de gran valor, dada la sujeción a la ley del "todo o nada" de las fibras musculares, permite mantener la estación con un número mínimo de fibras en contracción, que se relevan automáticamente. Este automatismo puede incluso permitir el sueño en estación cuadrúpeda (caballo, toro). Otras adaptaciones pueden hacer aún más económica energéticamente la estación, como ocurre en algunas aves (zancudas).

El decúbito es una estación que no requiere la contracción de ningún músculo, aunque siempre existe una tonicidad característica del animal vivo. Se pueden diferenciar un decúbito esternal; un decúbito esterno-costal (el más frecuente en el caballo, el propio de los rumiantes); un decúbito lateral; y un decúbito dorsal o supino, muy raro en los animales, ocasional.

La estación, el decúbito y, lo que es más frecuente, la combinación de ambos, suelen tener un gran significado biológico en su relación con las funciones del animal. Por ejemplo, un rumiante echado en decúbito esterno-costal, pero con la cabeza erguida, combina el ahorro energético del descanso con la rumia y la vigilancia, en un compromiso favorable para las tres necesidades biológicas.

La acción dinámica de los músculos mueve diversos órganos (cabeza, cola, extremidades, piel), en relación con las numerosas necesidades del animal: mejor postura para la percepción sensorial, para la estación o decúbito, para la defensa y, especialmente, para trasladarse el animal de un lugar a otro, que es la locomoción propiamente dicha. Todas estas acciones son desplazamientos, es decir, locomoción en sentido amplio.



En este capítulo, se utilizará el estudio realizado sobre la Anatomía Funcional de la extremidad anterior para intentar precisar, en lo posible, las características de los movimientos locomotores en los escelidoterios, siempre en relación con su paleobiología. Forzosamente, estas conclusiones serán en sí muy incompletas, ya que no se ha estudiado detenidamente la extremidad posterior, pero serán suficientes para relacionarlas con algunos aspectos de la paleobiología de los escelidoterios.

Sobre las características de la marcha y de las restantes formas de locomoción en los escelidoterios, hay consenso generalizado en admitir que eran animales de movimientos lentos; capaces de adquirir la estación bípeda; y que, en la marcha cuadrúpeda, apoyaban la parte externa del metapodio y acropodio, con los dedos IV y V reducidos y sin uñas.

Se consideran las características de la locomoción de los escelidoterios en tres apartados: marcha, natación, otros desplazamientos.

### 1º.- Marcha.

Cuando se trasladan de un lugar a otro los animales terrestres cuyas extremidades mantienen el cuerpo separado del suelo, sean bípedos o cuadrúpedos, cada extremidad se mueve en las componentes vertical y horizontal en una oscilación acompasada cuyo resultado es la progresión del animal. Se denomina "paso" a esa oscilación completa; "golpe" al ruido que produce el apoyo de una extremidad; y "huella" a la impresión que deja. La longitud del paso es la distancia entre dos huellas consecutivas de la misma extremidad.

En los marchadores bípedos típicos (hombre, aves) puede existir el paso (siempre una extremidad en contacto con el suelo), y la carrera (en algún momento ambas extremidades separadas del suelo). Ya que las huellas de ambas extremidades no se sitúan sobre el eje de marcha, sino algo desplazadas respecto a él, son necesarias determinadas oscilaciones del cuerpo para mantener el equilibrio con un mínimo consumo de energía.

Cabe señalar, aunque no es el caso de los escelidoterios, la variante de los saltadores bípedos (canguros).

En los marchadores cuadrúpedos típicos, se señalan cuatro tiempos sucesivos en la oscilación de cada extremidad: elevación, sostén, avance y apoyo. Como formas de progresión existen el paso, el trote y el

galope, denominaciones tomadas de la marcha del caballo, con numerosas variantes en el propio caballo y en otros animales.

En el paso de los cuadrúpedos son largos los tiempos de apoyo y sostén. En el paso típico se suceden los apoyos de las extremidades en este orden: anterior derecha, posterior izquierda, anterior izquierda y posterior derecha, y los intervalos de los golpes son casi iguales.

En el paso de "andadura" o de "ambladura", ambas extremidades de un mismo lado actúan simultáneamente, con lo que sólo se producen dos golpes en cada paso (camello, jirafa, elefante).

En la marcha al trote se produce el movimiento simultáneo de las dos extremidades diagonales, con lo que se producen dos golpes. Es una marcha en la se conjugan una rápida progresión con un moderado consumo de energía.

El galope, con varias formas, es la manera más rápida de marcha, e implica un elevado gasto energético.

Formas de marcha en los esclidoterios.- Sólo se van a considerar las formas de la marcha al paso, ya que para precisar las formas del posible trote o galope de los esclidoterios sería necesario haber realizado un estudio detenido de la extremidad posterior.

Sin embargo, cualquier consideración sobre el eventual trote o galope de los esclidoterios, habrá de tener en cuenta la lentitud de sus movimientos, con lo que estas formas de locomoción perderían la principal razón de su existencia. En efecto, con el galope se suele pretender ganar en velocidad al enemigo o a la presa; esto no es aplicable a los esclidoterios, que resultan siempre mucho más lentos que sus posibles depredadores. Con el trote se suele pretender un desplazamiento suficientemente rápido con un esfuerzo moderado; es propio de animales ágiles y móviles, lo que no eran los esclidoterios.

Por lo tanto, el trote o galope en estos animales podría tener, quizás, la misma biomecánica que en los corredores típicos, pero no su significado biológico.

Se van a considerar, dentro de la marcha al paso, las dos formas que podían adoptar los esclidoterios: marcha cuadrúpeda y marcha bípeda.

a) Marcha cuadrúpeda.- Siempre se ha considerado a los esclidoterios como habitualmente cuadrúpedos. Incluso Abel (1912), que considera a *Myiodon* bípedo, lo cual analiza y justifica expresamente, considera cuadrúpedo a *Scelidotherium* sin ningún comentario.

La mano de los esclidoterios es la de un cuadrúpedo, y su estructura nos indica con claridad cómo la apoyaban en el suelo, lo cual ha sido aceptado y expresado en todas las reconstrucciones realizadas. La descripción que se ha hecho de las piezas óseas confirma esta interpretación, con las características que se señalan seguidamente.

1) La mano apoyaba en posición de semipronación.

Como se ha deducido en el estudio de los movimientos, los esclidoterios no podían realizar la pronación total. Esto no significa que no pudiesen apoyar la palma de la mano en el suelo, si completaban el giro con otros segmentos de la extremidad; pero, en este caso, los movimientos locomotores quedarían muy reducidos.

2) Las uñas de los dedos II y III estaban flexionadas durante el apoyo.

Se advierte inmediatamente que la gran longitud de estas uñas hace imposible su extensión durante la marcha con la mano en semipronación o, menos aún, en pronación.

Se ha supuesto que otros graviógrados apoyarían el dorso de la mano durante la marcha, en cuyo caso podrían mantener las uñas extendidas, pero esto no es aplicable a los esclidoterios.

3) El contacto con el suelo se realizaba a nivel de la extremidad distal del metacarpiano V; del acropodio de los dedos IV y V; y también, probablemente, a nivel del acropodio del dedo III.

Así lo muestra con claridad la estructura de la mano, con la extrema reducción del acropodio del dedo V, acompañado del ensanchamiento distal del metacarpiano, y la reducción del acropodio del dedo IV, todo acompañado de la pronunciada inclinación en sentido radial de los acropodios.

Hay que suponer que los dedos IV y V terminaban en alguna estructura de apoyo en el suelo: una fuerte almohadilla fibrosa; una pezuña; o una almohadilla terminada en una pequeña pezuña. En los mamíferos actuales son muy variadas las formaciones de apoyo.

En cuanto al apoyo del dedo III, no cabe duda de que este dedo soportaba una fuerte presión, dada su torsión en sentido radial. Parece suficiente la presión lateral, a nivel de las falanges 1ª y 2ª, realizado sobre la estructura de apoyo del dedo IV, para justificar esta torsión; pero podría existir una almohadilla lateral cubital en la parte basal de la falange 3ª, que sirviese de apoyo complementario. El peso que soportase esta falange no podría ser muy elevado, porque la polea articular no está estructurada para soportar una fuerte tensión lateral; sin embargo, la falange apoyaría a su vez en la falange 3ª del dedo II, flexionadas ambas, lo cual supone un cierto refuerzo.

Más importante que el reparto de peso, resulta la ampliación de la superficie de apoyo que se conseguiría con esta disposición, lo cual es muy ventajoso en suelo blando.

En esta disposición, la tensión sobre la falange 3ª del dedo III aumentaría con la oblicuidad al suelo del miembro, y disminuiría con su perpendicularidad. Ésta no la alcanzarían los escelidoterios, por no poder realizar la extensión total del antebrazo; además, esto implicaría el apoyo en los nudillos, es decir, en el dorso de la parte basal de la falange 3ª, única capaz de flexionarse hasta ofrecer apoyo.

Está claro que las falanges terceras de los dedos II y III de los escelidoterios no están preparadas para esta función, es decir, para soportar el peso del animal en la marcha cuadrúpeda con el miembro en extensión. Pero en suelo blando, el animal se hundiría, y apoyaría en toda la mano, incluidas las uñas. Parece natural que el animal llegase a la máxima pronación, para aprovechar más la gran superficie palmar, incluso extendiendo las terceras falanges, que son de gran fortaleza. Ahora bien, esto no es una marcha cuadrúpeda normal, sino chapotear en mayor o menor grado.

#### 4) El piramidal contactaba con el cúbito durante el apoyo en la marcha normal.

Como se ha señalado anteriormente, la articulación cubital-piramidal sirve de tope en el desplazamiento de la mano en sentido cubital (adducción), y el apoyo total se produce con la mano en semipronación.

La mayor parte del apoyo en el suelo se produce en la mitad cubital de la mano, durante la marcha normal, con el miembro extendido. En esta posición, el peso del cuerpo tiende a desplazar la mano en sentido cubital.

Ahora bien, al apoyar la mano flexionada un cierto ángulo, el peso del cuerpo tiende a desplazar la mano en sentido radial (abducción); parece que esto se produciría al bajar de  $45^\circ$ , aproximadamente, el ángulo que forma el eje del zeugopodio con el suelo. En este caso, el piramidal no contactaría con el cúbito.

5) La articulación radio-carpal soportaba la mayor parte del peso del cuerpo durante la marcha.

Esta amplia articulación ocupa algo más de la mitad radial de la mano, y era funcional en cualquier ángulo de apoyo del miembro. La forma de la articulación permite la oscilación de la mano en sentido radial-cubital, sin perder nunca el contacto radial.

Existían, además, varios ligamentos que quedaban en tensión durante el apoyo, y entre los cuales se distribuía una parte del peso del cuerpo.

6) El cúbito soportaba la mayoría de la tensión del zeugopodio durante el apoyo.

No hay contradicción con la característica anterior: aunque el radio soportaba la mayoría de la tensión de la mano en el apoyo, el cúbito soportaba la mayoría de la tensión del zeugopodio. Esto supone que, a nivel del zeugopodio, el radio transmitía la tensión al cúbito, mucho más resistente a las tensiones según el plano sagital, por su estructura en doble T.

Esta transmisión se hacía por los ligamentos cúbito-radiales.

7) Durante la marcha, el codo quedaba desplazado hacia afuera, según el plano sagital, respecto al cóndilo humeral y respecto al área de apoyo.

Esto es consecuencia de que la extensión del zeugopodio no era completa, y de la forma de apoyo; por lo cual, el codo salía algo del plano sagital. El desplazamiento sería escaso en la marcha normal, que se haría con bastante extensión del antebrazo; y mayor en suelo blando, que se haría con mayor flexión, en busca de una mayor superficie de apoyo por la mayor pronación conseguida en el autopodio.

8) Durante la marcha, el apoyo en el tren anterior era menor que en el tren posterior.

La desproporción existente entre ambos trenes es consecuencia de la diversa importancia de la función de cada uno. Aun en el caso de un reparto aproximado de peso entre ambos trenes, le correspondería un

mayor desarrollo al tren posterior, como impulsor; pero no es así en los escelidoterios, que presentan el centro de gravedad desplazado hacia el tren posterior, como se advierte claramente al montarlos en estación cuadrúpeda. La posibilidad de la estación y marcha bípedas se añade para justificar el mucho mayor desarrollo del tren posterior.

Por lo tanto, la interpretación completa de la marcha de los escelidoterios requiere el estudio de la extremidad posterior, que no se ha realizado en este trabajo; pero resultan suficientes las observaciones que se hacen y la analogía con otros gravígrados para llegar a las conclusiones que se presentan.

#### 9) El paso era corto.

En correspondencia con la longitud de los miembros y con su incompleta extensión, el paso tenía que ser corto.

#### 10) Muy probablemente, el paso era normal.

Se entiende por "paso normal" el de cuatro tiempos y cuatro golpes.

No parece que el paso de los escelidoterios pudiera ser el de ambladura. Este paso exige mayor vaivén del cuerpo, impropio de animales masivos del tipo de los escelidoterios, y difícil de conseguirse en un terreno blando, con poco agarre. Es cierto que lo presentan mamíferos grandes, pero éstos son de patas largas (elefante, camello, jirafa).

#### 11) La marcha era lenta.

Es lo que corresponde a animales de movimientos lentos. Los únicos movimientos rápidos de los escelidoterios se limitan a la cabeza, la lengua y las garras de la extremidad anterior, órganos que no intervienen activamente en la marcha.

b) Marcha bípeda.- Para este estudio no se han encontrado referencias concretas al bipedismo de los escelidoterios, mientras que abundan las relativas al de *Myiodon* y Megatéridos. En este tema, es muy orientador el trabajo de Casamiquela (1974). Esperemos que un estudio más amplio de los yacimientos nos permita disponer en el futuro de huellas de escelidoterios.

Casamiquela hace un estudio completo de la rastrada de un animal afín a *Megatherium*, que incluye el análisis de todos los músculos que pueden intervenir en su marcha bípeda. Las huellas son de pasos cortos, en terreno blando. La mayoría de las observaciones son aplicables

a los esclidoterios, con tal de tener presentes las diferencias existentes entre ambos animales en la extremidad y en la cola.

Hay que señalar que las pisadas son más profundas en el talón y en los dedos, y que no aparecen signos de que hubiese almohadillas en ninguna parte del pie; es decir, se mantenía el arco óseo palmar en el contacto con el suelo.

Aunque no se dispusiese de esta rastrada como elemento de comparación, no se dudaría en atribuir a los esclidoterios una frecuente marcha bípeda. Pero hay que añadir que no eran buenos bípedos: no eran plantígrados completos, con una base de sustentación amplia que aumentase la estabilidad; y no podían realizar el salto bípedo, por su lentitud. Se desplazarían en paso alternativo, corto, en posición muy erguida, sin que la cola tocase el suelo. El tamaño del pie les permitiría no hundirse en suelo blando, una vez alcanzado el contacto con toda la planta.

---

Ya que se hace el estudio de la locomoción dentro del marco general de la Paleobiología de los esclidoterios, hay que deducir, ante todo, que los desplazamientos de estos animales eran muy limitados: se trataba, sin duda, de animales muy territoriales. Por lo tanto, se impone una segunda conclusión: que en su reducido territorio encontraban los elementos necesarios para resolver todos sus problemas biológicos. Estas conclusiones serán básicas para el estudio que se hará de su alimentación y de su defensa.

## 2º.- Natación.

Al plantearse si los esclidoterios podrían ser buenos nadadores, se debe rechazar una primera impresión de que animales tan masivos no podrían serlo, ya que existen bastantes animales masivos que sí lo son. Así pues, es necesario analizar sus rasgos para llegar a una conclusión, siempre sobre la consideración básica de que eran animales de movimientos lentos en todas sus actividades.

Respecto a la natación, los esclidoterios presentan caracteres negativos en ambas extremidades. La extremidad posterior tiene movilidad en el plano sagital, lo cual es necesario para que se produzca una buena impulsión; pero los pies, arqueados y torcidos, no forman una buena paleta propulsora.

La extremidad anterior, con su amplia palma, sí forma una buena pala, pero no puede alcanzar la pronación completa. El brazo es capaz de movimientos amplios, pero el antebrazo no alcanza la flexión ni la extensión completas.

Con estas limitaciones, se puede concluir que los escelidoterios no eran buenos nadadores en sentido estricto, es decir, en aguas abiertas.

Las limitaciones para la natación resultantes de estos caracteres se comprenden bien si se comparan con los de los hipopótamos, excelentes nadadores: son muy masivos, y de miembros cortos, pero éstos tienen membranas interdigitales, y se mueven muy bien en el plano sagital, en pronación completa, como en los demás Artiodáctilos.

La piel muy peluda de los escelidoterios no sería obstáculo para la natación, como no lo es en los osos (oso blanco, uno de los mejores nadadores entre los mamíferos).

Ahora bien, aunque los escelidoterios no fuesen buenos nadadores en aguas abiertas, no se puede concluir que no buscasen el agua o que se sintiesen incómodos en ella. Seguramente flotaban bien, y la disposición torcida hacia adentro de pies y manos les permitía revolverse bien en las aguas de su biotopo, de poca o nula corriente.

Además, su talla y su cabeza alargada les permitiría tocar fondo en la práctica totalidad de las aguas de su biotopo, como se considera a continuación.

### 3º. — Otros desplazamientos.

a) Chapotear.— Los escelidoterios vivían preferentemente en biotopos de tipo deltaico, de suelo blando, con bastantes cauces de poca corriente, y con zonas pantanosas intercaladas. Hay que considerarlos animales terrestres, pero con acceso constante al medio acuático. Como se estudiará más adelante, encontraban parte de su sustento en el agua o desde ella, y sólo podrían hacer frente a sus depredadores con ventaja en el agua o terrenos pantanosos.

Nada de esto sería posible si no se desplazasen con soltura en todo este biotopo, para lo cual parecen bien adaptados. Además de la marcha bípeda y cuadrúpeda en suelo blando, que se ha considerado, otros desplazamientos necesarios en los animales chapoteadores son el revolverse bien en el agua o en el fango, y el poder caminar en suelo



encharcado o fangoso de cierta profundidad, todo lo cual harían con facilidad.

b) Girarse.- Cuando se giran o revuelven, los animales utilizan otros órganos (cabeza, tronco, cola), además de las extremidades.

En los esclidoterios, la torsión de los autopodios facilita los movimientos de giro, en los que se podrían ayudar de la cabeza y cola, ya que el tronco, muy grueso, es poco flexible.

c) Estaciones y decúbitos.- Las actitudes que adoptan los animales suelen tener un gran significado biológico.

En este sentido, la estación erecta bípeda les sería de gran utilidad para la observación del entorno en una llanura tan plana; les permitiría alcanzar partes comestibles de los árboles; y podía ser una postura defensiva.

La cola es larga y fuerte, pero no tanto como para permitirles la postura de trípode; no obstante, podía ser un apoyo adicional en terreno muy blando o en la flexión del tren posterior.

## **REGIMEN ALIMENTICIO DE LOS ESCOLIDOTERIOS**

### **Necesidades alimenticias de los Mamíferos.**

Las necesidades alimenticias del hombre y de los animales domésticos son bien conocidas. También las de la mayoría de los animales salvajes.

En efecto, la condición omnívora del hombre, con la consiguiente capacidad de aprovechamiento de una gran variedad de sustancias, ha hecho que las enseñanzas de la Bromatología humana puedan aplicarse a otros muchos animales.

Por otra parte, la variedad de los animales domésticos, y la importancia económica de su explotación, han propiciado estudios alimenticios muy completos.

Finalmente, el mantenimiento en los Zoológicos de una gran variedad de animales salvajes, sólo ha sido posible tras el adecuado conocimiento de sus necesidades alimenticias. Hay que advertir que, muchas veces, estos animales son alimentados de un modo ajeno a sus hábitos en libertad, lo que no hace sino confirmar el buen conocimiento de sus necesidades, aunque ello no produzca enseñanzas de valor ecológico.

En relación con este trabajo, son dos las conclusiones fundamentales de todos estos estudios: la notable uniformidad de las exigencias energéticas de los Mamíferos, y la similar eficacia de sus procesos fisiológicos en la adquisición y utilización de esta energía. Esta uniformidad mammaliana ofrece un seguro marco para la interpretación del régimen alimenticio de los esclidoteros.

Sin embargo, existen excepciones notables a esta uniformidad; mejor se diría, variantes en algunos procesos fisiológicos, dentro de una uniformidad general. Estas variantes se presentan en grupos primitivos de Mamíferos, los Xenartros entre ellos, por lo que se considerarán con atención en su posible aplicación a los esclidoteros.

Las necesidades alimenticias de los Mamíferos se derivan de su metabolismo basal; de variadas situaciones biológicas (desarrollo, convalecencia, gestación y lactancia, acumulación de reservas); y de la actividad que realicen.

El valor del metabolismo basal es la cifra básica en el estudio de la dieta de un animal, que determinará la "ración de mantenimiento"; ésta será complementada con una "ración de trabajo" y una "ración de crecimiento", muy variables según las necesidades ocasionales del animal.

Para poder aplicar estos conocidos conceptos a la biología de los escelidoterios, dentro de los límites de este estudio, se considerará brevemente cuál es el marco de necesidades energéticas y, por lo tanto, alimenticias, de los Mamíferos. Se seleccionan los datos que interesan de Morros Sardá (1961), Blaxter (1964) y Grassé (1955, 1980).

Se hace en tres apartados:

- a) Metabolismo basal.
- b) Necesidades energéticas en la locomoción.
- c) Aprovechamiento energético de los alimentos.

#### a) Metabolismo basal.

Se va a considerar el metabolismo basal de los mamíferos homeotermos y de los mamíferos con regulación térmica imperfecta. No se va a estudiar expresamente la regulación térmica de los Mamíferos, pero sí se considerará este importante carácter fisiológico en su relación con la alimentación de los escelidoterios.

Mamíferos homeotermos. - La temperatura basal en los mamíferos homeotermos es notablemente uniforme, mantenida por mecanismos semejantes en un valor que varía para cada especie, y que suele estar poco alejado de los  $38,5^{\circ}\text{C}$ .; los mamíferos han adaptado diversos mecanismos fisiológicos para una óptima función a esta temperatura.

El metabolismo basal es una constante biológica que se rige por la *ley de la talla* y la *ley de la superficie*, válida para todos los animales homeotermos (Mamíferos y Aves): el gasto energético por unidad de peso aumenta con la disminución de la talla, pero es constante por unidad de superficie corporal. El valor de esta constante biológica es notablemente uniforme para todos los animales homeotermos. Es la conocida *ley de Rubner* (1883, ampliada por Voit en 1901).

Se recogen en la siguiente tabla algunos valores demostrativos de producción de calor en relación con el peso y con la superficie corporal.

	<u>Peso en Kg</u>	<u>Kcal/Kg</u>	<u>Kcal/m<sup>2</sup>/día</u>
Caballo	441	11,2	948
Cerdo	128	19,1	1078
Hombre	64	32,1	1042
Perro:	15	51,5	1039
	3	85,0	1104
Ratón	0,2	212,0	1188

Es patente la similitud del metabolismo basal, referido a la superficie corporal, en mamíferos muy diversos, grandes y pequeños. Los muy pequeños muestran un ligero aumento del metabolismo, que sigue siendo notablemente uniforme.

Es muy demostrativo que los mamíferos que soportan fuertes variaciones estacionales se han adaptado a mantener con pocas variaciones esta constante biológica, con cambio del pelaje o aumento de la grasa subcutánea para la estación fría: aumentan el aislamiento térmico para impedir el aumento en la pérdida de calor por la bajada de la temperatura exterior.

Con el mismo fin de mantener esta constante, los mamíferos suelen realizar cambios típicos de postura en las variaciones más cortas en amplitud y en tiempo (día-noche, por ejemplo).

No obstante, existe una pequeña variación del metabolismo basal en relación con la temperatura del medio, y existen unos valores de temperatura en los que el metabolismo basal es mínimo (unos 16°C para el hombre vestido, 25-30°C para el perro).

Todo ello no hace sino resaltar la uniformidad mammaliana en este fundamental proceso fisiológico.

Letargo.- El sometimiento a un metabolismo basal invariable imposibilitaría la vida de muchos mamíferos durante la estación desfavorable para la adquisición del alimento.

Refiriéndonos sólo a las latitudes medias, con variaciones estacionales acusadas, se puede constatar que los animales homeotermos adoptan una de estas dos soluciones ante la falta estacional de alimento: emigran (aves) o se aletargan (mamíferos). La solución de las aves no implica variación en su metabolismo: buscan biotopos en los que encuentren su alimento. Los mamíferos rebajan su temperatura basal, con el consiguiente descenso del gasto energético por disminuir la velocidad de sus reacciones biológicas, según la ley de Van't Hoff. Esta

economía les permite alcanzar la estación favorable con la acumulación de unas reservas mucho menores.

No cabe duda de que se trata de adaptaciones impuestas por las circunstancias: en biotopos más benignos, las mismas especies ni emigran ni se aletargan.

Las aves, con esa solución derivada de su gran movilidad, no se aletargan. Tampoco lo hacen los mamíferos oceánicos (cetáceos), que no tienen dificultad en emigrar; ni otros mamíferos terrestres (rebecos), que resuelven el problema con una emigración menor, de la alta montaña a los valles. Los mamíferos que se aletargan lo hacen con una cierta irregularidad, en función siempre de las circunstancias. Experimentan letargo muchos mamíferos pequeños y medianos de las latitudes medias, y algunos grandes, e incluso muy grandes (osos).

Es necesario resaltar la diferencia entre el letargo y el entumecimiento invernal, propio de los animales poiquiloterms: éste resulta de la simple aplicación de la ley de Van't Hoff, y se produce por el descenso de la temperatura de las células somáticas, por cualquier causa. El letargo, por el contrario, se origina por acciones hormonales, en un proceso más controlable, no automático, que puede ser interrumpido por el animal sin que haya cambiado la temperatura exterior.

El mayor inconveniente del letargo es que el animal, durante el mismo, es más vulnerable; por eso busca para aletargarse un lugar oculto y protegido. Ahora bien, en caso de emergencia puede interrumpir el letargo, lo cual no pueden hacer los animales poiquiloterms.

Se puede concluir que el letargo es un recurso fisiológico propio de los mamíferos, que lo utilizan cuando les es conveniente.

En apartados siguientes, al analizar los caracteres de los escelidoterms y de los biotopos, consideraremos la problemática del letargo referida a estos animales.

Homeotermia imperfecta.- Algunos grupos de mamíferos primitivos realizan una regulación térmica imperfecta. Entre ellos se cuentan los Monotremas, los Lemúridos y los Xenartros.

En los Monotremas, este rasgo se ha interpretado siempre como uno más de sus caracteres primitivos. Su temperatura interna varía unos 4°C, aproximadamente entre poco menos de 28°C y poco menos de 32°C, sin correspondencia exacta con la temperatura ambiental. Sin embargo, el

equidna (*Tachyglossus*) mantiene su temperatura interna a 30,7°C con una temperatura ambiental entre 0 y 25°C.

Más variable es la temperatura interna del lemúrido *Cheirogaleus*, que varía de 22 a 32°C en su reposo normal, y que puede bajar hasta 17,5°C cuando la temperatura ambiental es de 16°C.

Las tres líneas de los Xenartros actuales, los Dasipódidos, los Mirmecofágidos y los Bradipódidos, presentan regulación térmica imperfecta, con valores similares a los de los Monotremas.

En relación con el tema de este apartado, el metabolismo basal desciende notablemente en los homeotermos imperfectos. En el caso de *Bradypus*, bien conocido, se estima un valor del 50% del de los mamíferos homeotermos de su peso.

Se considerará con más detalle la regulación de los bradipos al estudiar cuál podía ser la regulación térmica de los esclidoterios, en el apartado correspondiente.

#### b) Necesidades energéticas en la locomoción.

Existen estudios muy completos sobre el gasto energético que se produce en diversas actividades del hombre y de los animales domésticos. Como referencia para este estudio, se presentan algunos datos del gasto en la locomoción horizontal y en la ascensión:

	<u>Peso aprox.</u> (Kg)	<u>metro horizontal</u> (cal/Kg)	<u>metro ascensión</u> (cal/Kg)	<u>rendimiento</u> (%)
Perro	25	0,58	7,26	31,1
Oveja	30	0,59	6,69	36,3
Hombre	70	0,54	6,92	29,6
Vaca	450	0,48	-	-
Caballo	600	0,40	6,83	34,3

Estas cifras son sólo aproximadas. Para conseguir una mayor precisión se requeriría que los valores se hubiesen obtenido a una misma velocidad; esto explica la no correspondencia rigurosa entre las cifras del trabajo de ascensión y del rendimiento.

Sin embargo, mucho más notable que las pequeñas desviaciones resulta la coincidencia básica de estas cifras: es patente la similitud del gasto energético en animales tan diversos. Es válida la generalización para los mamíferos homeotermos. Quizás la cifra más llamativa sea la del

rendimiento: la "máquina animal" es de una eficiencia similar en todas las especies, en torno al 30%, que es un valor muy alto. Las adaptaciones de los mamíferos no se han dirigido en el sentido de mejorar el rendimiento, sino en conseguir movimientos más eficaces.

Como ejemplo concreto, se presentan las cifras del consumo energético del caballo en el reposo, al paso o al trote. Es de señalar que se trata de un animal con máximas adaptaciones a la marcha, y que el trote es la marcha en la que estas adaptaciones muestran su mayor eficacia.

Se señalan los valores, en litros, del  $O_2$  consumido y del  $CO_2$  producido en cada caso, con sus índices relativos:

<u>Caballo</u>	<u><math>O_2</math>/min</u>	<u>Índice</u>	<u><math>CO_2</math>/min</u>	<u>Índice</u>
en reposo	1,601	1	1,478	1
al paso	4,766	2,98	4,342	2,94
al trote	8,093	5,05	7,516	5,09

Es decir, el paso y el trote suponen multiplicar por 3 y por 5, respectivamente, el gasto energético respecto al reposo.

El gasto en el galope es mucho mayor aún, muchas veces superior al del reposo. En general, los esfuerzos extremos suponen un gran consumo energético, en notable desproporción con el pequeño aumento conseguido en los valores de la velocidad, resistencia u otros objetivos; ahora bien, la utilidad de este aumento suele justificar el gasto energético. Está claro que estos esfuerzos, en la vida natural, sólo pueden utilizarse de manera ocasional, y por poco tiempo.

En general, el gasto energético crece mucho al aumentar la velocidad de todos los movimientos y, en particular, de los desplazamientos; normalmente, crece en razón de la segunda potencia y, en esfuerzos extremos, de la tercera.

Consecuencia de todo ello es la gran variabilidad en las necesidades alimentarias de mamíferos de peso semejante, siempre según sean más o menos activos.

### c) Aprovechamiento energético de los alimentos.

Este concepto se refiere a la capacidad asimiladora de cada especie respecto a los alimentos que ingiere, y es fundamental en la determinación de la dieta alimenticia.

En este aspecto no existe uniformidad mammaliana, ya que los mamíferos se encuentran repartidos en tres grupos: carnívoros, herbívoros y omnívoros, este último más o menos inclinado a uno de los otros. En consecuencia, es normal que alimentos valiosos para unos mamíferos sean ineptos para otros.

Sólo en el período de lactancia existe uniformidad en el régimen alimenticio de los mamíferos.

Limitándonos a los casos que puedan servir de referencia en la interpretación de los esclidoterios, hay que señalar que los herbívoros, aun los muy adaptados, no aprovechan una parte siempre importante del contenido calórico de los alimentos. Este hecho resulta tanto más sorprendente cuanto que, muchos de ellos, presentan notables adaptaciones fisiológicas al régimen herbívoro.

Entre los mamíferos medianos y grandes, los mejor adaptados al régimen herbívoro son los rumiantes. A pesar de ello, sus heces fecales conservan aún de un 10 a un 50% del valor calórico de los alimentos, incluso un 70%.

Existen estudios exhaustivos sobre la composición de los alimentos y su digestibilidad aparente, es decir, la parte aprovechable del mismo, que no se encuentra en las heces. Basta señalar que se absorben en su totalidad los monosacáridos y los hidratos de carbono fácilmente hidrolizables (sacarosa, inulina, almidón); son parcialmente aprovechables la celulosa, las hemicelulosas, las proteínas y las grasas; y poco o nada digestibles sustancias como la lignina, cutina, suberina, ceras.

Se presentan los valores de digestibilidad aparente aproximada, en % digerido de la materia orgánica contenida en algunos alimentos comunes en la dieta de los rumiantes domésticos:

<i>Dactylis</i>	<i>Lolium</i>	<i>Lolium</i>	paja de	grano de	salvado de	remolacha
<i>glomerata</i>	<i>perenne</i>	<i>perenne</i>	trigo	trigo	trigo	forrajera
<u>tierno</u>	<u>tierno</u>	<u>maduro</u>				
% 75	80	55	45	90	70	95

Es patente el diferente aprovechamiento de las plantas tiernas o secas, y de diferentes órganos de la misma planta.

Dentro de los herbívoros, sí existe una notable uniformidad en el aprovechamiento del alimento, y también, frecuentemente, en su



apetencia por el mismo, lo que origina una competencia que puede causar importantes cambios en las poblaciones de herbívoros por cambios mucho menores en las formaciones vegetales.

Dada esta uniformidad, es normal que todos los herbívoros de un ecosistema estén sujetos a un ciclo anual semejante, en relación con la abundancia de uno u otro tipo de alimento a lo largo del año, lo que afecta también a los carnívoros: es un ciclo anual del ecosistema.

### 1º.- ANÁLISIS DE LOS CARACTERES DE LOS ESCOLIDOTERIOS.

Cualquier interpretación paleobiológica de un animal, por parcial que sea, debe hacerse teniendo en cuenta todos los rasgos conocidos de ese animal; con mayor motivo cuando se interpreta la función alimentaria, la más importante cuantitativamente en los animales, hasta representar normalmente más del 80 % de su actividad, y poner a su servicio un porcentaje similar de su organización. Por lo tanto, es necesario considerar los caracteres de los esclidoterios, relacionándolos con su posible alimentación.

Por la naturaleza del conocimiento humano, es imposible una consideración simultánea de todos los rasgos; y por la naturaleza del objeto que se estudia, un ser vivo, es imposible examinar uno solo de sus rasgos con total independencia de los demás. Se procurará hacer un análisis singular de cada uno de ellos, pero sin prescindir de las relaciones necesarias.

En el análisis de cada uno de los caracteres de los esclidoterios en relación con su alimentación, se irán obteniendo las conclusiones positivas y excluyentes que luego se integrarán en una hipótesis global sobre su régimen alimenticio.

Se consideran estos caracteres: tamaño grande y porte masivo; movimientos lentos; escasa movilidad territorial; gregarios; marchadores terrestres; mano capaz de cavar; posibilidad de estación bípeda; cabeza alargada; lengua muy larga y móvil; dentición poco eficiente; musculatura masticatoria fuerte; aparato digestivo de herbívoro; regulación térmica imperfecta.

1.- Tamaño grande y porte masivo.- Los esclidoterios son grandes, en talla y peso. En cuanto a su porte, son masivos, con tronco, extremidades y cola gruesos, con cuello corto, pero con cabeza alargada. Además, peludos, y con las manos y pies torcidos hacia adentro. Eran semejantes a osos de tamaño grande.

Estos y otros rasgos (lentos, cavadores, con gran lengua) los hace semejantes a los osos hormigueros, más que a los verdaderos osos (Úrsidos).

La primera conclusión será que necesitaban una cantidad grande de alimento, adecuada a su gran tamaño, siempre dentro de la gran variabilidad de las necesidades alimentarias de los mamíferos.

En cuanto a la naturaleza del alimento, hay que considerar un posible régimen carnívoro, omnívoro o herbívoro.

El conjunto de los caracteres somáticos y, especialmente, de la dentición, descartan inmediatamente para los esclidoterios el régimen carnívoro, tanto en la forma depredadora como en la forma carroñera, ni siquiera de forma ocasional o complementaria. De hecho, nunca se ha pensado en tal régimen para ellos y demás gravígrados afines.

En este aspecto, es engañosa su semejanza con los osos verdaderos, los Úrsidos. Estos son *Carnivora*, con dentición típica de carnívoros, aunque sin muela carnícera: son los mayores carnívoros terrestres. Algunos son carnívoros estrictos (oso blanco); la mayoría son omnívoros, ya que, además de carne, admiten en su dieta muchos alimentos de origen vegetal (frutos y semillas sobre todo, pero no la hierba) y, típicamente, la miel, que es de origen animal sólo por su modo de concentración. El oso malayo, adaptado a trepar, es prácticamente arborícola y vegetariano; es el menor de los Úrsidos.

Es interesante la adaptación del *Melursus ursinus*, de los bosques de la India y Ceilán. La cabeza, muy aplastada, presenta un hocico largo y estrecho, y unos labios muy extensibles, con los que el animal puede formar un largo tubo, una especie de trompa, por la que corre una lengua larga y estrecha. Esta adaptación, convergente con la de los Túbulidentados y Mirmecofágidos, les permite sorber la miel y hormigas que son su alimento. Este oso es el mayor de los animales insectívoros actuales.

Si los esclidoterios fuesen suficientemente pequeños, seguramente les atribuiríamos un régimen mirmecófago, lo mismo que a los gravígrados de semejantes características; pero su tamaño y su abundancia, y el paleoecosistema en que vivían, no admiten este régimen, ni cualquier otro régimen insectívoro.

En efecto, las formas grandes de esclidoterios son bastante mayores que las de *Melursus*, pero mucho mayor aún sería la biomasa de

escelidoterios y animales afines por unidad de superficie: todos estos animales no podían ser insectívoros.

Además, los biotopos de los escelidoterios estaban sometidos a fuertes variaciones estacionales, como se analizará en el apartado correspondiente. En estos casos, los insectos escasean durante la estación adversa. Por este motivo, los pequeños animales insectívoros se aletargan o emigran en esa estación; los mayores habitan las zonas tropicales.

Por todo esto, se debe rechazar el régimen insectívoro para los escelidoterios.

También se ha pensado en un régimen de moluscos terrestres. A veces, en nuestras latitudes, la biomasa de moluscos por unidad de superficie es considerable: a comienzos del verano, en años de climatología favorable, muchas hierbas están completamente cubiertas de caracoles, y ello supone una importante concentración de alimento bastante nutritivo.

Ahora bien, las poblaciones de moluscos terrestres están sometidas a grandes fluctuaciones en los ecosistemas que tienen variaciones estacionales acusadas, como eran los ocupados por los escelidoterios. De hecho, no existen en ningún ecosistema terrestre grandes animales malacófagos.

Se puede concluir que los escelidoterios y gravígrados afines no eran comedores de moluscos.

Así pues, por exclusión, sólo queda el régimen herbívoro para los escelidoterios. Con más propiedad se debe hablar de un régimen fitófago, ya que, de las consideraciones que se van a hacer, se deducirá que no se alimentaban típicamente de "hierbas", sino de otros órganos vegetales.

En efecto, la dentición de los escelidoterios los aparta completamente de los herbívoros típicos, como son los Proboscídeos, Artiodáctilos o Perisodáctilos, que presentan una solución semejante para alimentarse de hierbas de pradera, más o menos duras, con dos características: trituración intensa, en primera captación o en rumia; y digestión con la ayuda de los microorganismos simbióticos. Esto exige una prolongada permanencia del alimento en el tracto digestivo, es decir, exige un tubo digestivo muy grande.

No hay dificultad en atribuir a los escelidoterios un tubo digestivo más o menos complicado, que permitiera una intensa actividad de los microorganismos simbióticos; pero es imposible pensar en una

trituration eficiente de los alimentos. Por lo tanto, su alimento no podrían ser hierbas duras, sino otros órganos vegetales más jugosos.

Aunque no podían comer carne, cabe considerar si su dieta podría incluir algunos productos animales, como insectos o miel de los árboles, o pequeños animales del fango. No lo podemos precisar, con nuestro conocimiento actual de los paleoecosistemas; pero ello no cambiaría su régimen vegetariano.

2.- Movimientos lentos.- Como se ha estudiado en la Parte 3ª de esta Tesis, los escelidoterios movían con lentitud las extremidades, y probablemente también la cola y el cuerpo; sólo las largas uñas de los dedos II y III, y la lengua, eran de movimientos rápidos, quizás también la cabeza.

Como se ha considerado, el gasto energético se multiplica con la locomoción, y crece exponencialmente con la velocidad. Ello significa que los animales activos consumen mucho más que los tranquilos, y los rápidos mucho más que los lentos, siempre en relación con su peso. Si son lentos y tranquilos, pueden desarrollar su vida con poco gasto; es decir, necesitan mucho menos alimento que otros animales semejantes.

El mejor punto de referencia lo encontramos en los perezosos actuales, animales de movimientos extremadamente lentos. Además, permanecen en reposo unas 20 horas diarias. En relación con este género de vida, presentan varias adaptaciones excepcionales en los mamíferos: regulación térmica imperfecta, como se indicará en un apartado ulterior; metabolismo basal inferior en más del 50% al de los mamíferos de su peso (conejo, gato); producción de calor por unidad de superficie, cuatro veces inferior a la mayoría de los mamíferos; tiroides extremadamente pequeño; corazón de la mitad de peso que en el hombre, en % de peso corporal; y ritmo cardíaco muy inferior al de los mamíferos de su peso, con 45-110 pulsaciones por minuto (conejo, 120-235; gato, 110-140).

En cuanto a la locomoción propiamente dicha, la máxima velocidad medida en el suelo ha sido 277 m/h; en el agua, 500 m/h. Los únicos movimientos rápidos que realizan son los de masticación: una media de 90 por minuto.

Con estas características metabólicas y este género de vida, su gasto energético diario se estima en una décima parte del de un mamífero de su mismo peso. Inmediatamente se establece que necesitaban una cantidad de alimento diez veces menor.

No es pensable que los escelidoterios llegasen a estos extremos de lentitud y reposo, pero eran animales lentos y de dificultosa locomoción, por lo que parece lógico suponer que eran poco activos; en cualquier caso, de necesidades energéticas mucho menores que otros animales de su peso.

3.- Escasa movilidad territorial.- Como se ha considerado en el capítulo anterior, el aparato locomotor de los escelidoterios sólo les permitía unos desplazamientos muy limitados. En relación con su paleobiología, esto indica que se trataba de animales muy territoriales, y también que en ese reducido territorio encontraban los elementos necesarios para resolver sus problemas biológicos: la comida, el primero.

Puesto que este estudio les atribuye un régimen fitófago, hay que deducir que sólo podrían conseguir su alimento en formaciones vegetales bastante densas. Tienen, además, dentición poco eficiente; esto aumenta la dificultad de conseguir alimento, ya que sólo pueden aprovechar una parte del vegetal, como hojas y brotes tiernos, y frutos. Esto es una razón más para requerir en su hábitat formaciones vegetales densas.

Además, los escelidoterios convivían con otros herbívoros y, especialmente, con otros gravígrados afines, de similares necesidades alimentarias, y tan territoriales como ellos. También esto indica que vivían en formaciones vegetales densas.

4.- Gregarios.- Es habitual, en los ecosistemas actuales, que los grandes mamíferos herbívoros vivan en manadas. El número de individuos que componen estas manadas es variable, dependiendo de varios factores, con tendencia a ser más numerosas las manadas de los animales más móviles. La organización de la manada también es variable, pero siempre se originan ciertas ventajas, como resultado de un cierto reparto de funciones entre sus individuos: guía en los desplazamientos, vigilancia, agrupamiento para la defensa, facilidades en la reproducción y primer desarrollo. Las ventajas de la asociación gregaria suelen ser condicionantes para la supervivencia de la especie.

En relación con los escelidoterios, disponemos de un dato paleontológico significativo: la abundancia de restos de ellos en algunos yacimientos. Esto hace suponer que vivirían en grupos, como cabía esperar de animales herbívoros de sus características.

5.- Marchadores terrestres.- Los escelidoterios eran cuadrúpedos marchadores, con un fuerte apoyo en los pies y mucho más débil en las manos.

Su extremidad anterior presenta algunos rasgos de arborícolas, pero su pie es de marchador terrestre. Aparte de ello, su talla les excluye de ser arborícolas, como lo son los perezosos actuales, de dentición semejante y de régimen folívago; o los tamanduas, de régimen mirmecófago.

Tampoco eran buenos nadadores, aunque se pudiesen mover con soltura en el agua, como se ha dicho anteriormente.

Por lo tanto, sus desplazamientos para obtener el alimento los realizaban en su mayor parte como marchadores.

Ahora bien, en la gran llanura que era su biotopo más característico, existían abundantes zonas pantanosas y numerosas corrientes de agua, de curso lento o muy lento. Es obligada su comparación con los hipopótamos, típicos habitantes de biotopos similares.

Hipopótamos y escelidoterios tienen porte de "chapoteadores", con un gran tronco y extremidades cortas, más robustas en los escelidoterios. Mayores son las diferencias en la cabeza y cola: cabeza grande y ancha en los hipopótamos, con enorme dentición, y cola pequeña.

Las dos únicas especies de hipopótamos actuales, el *H. amphibius* y el escaso hipopótamo enano de Liberia, más diferente en morfología y costumbres, son africanas. Son los únicos representantes de una familia rica en formas y de mayor extensión geográfica en el Plio-Pleistoceno, pero que, al parecer, habitó siempre en aguas cálidas. Durante los interglaciares del Cuaternario europeo, subieron hasta el Rhin y el Támesis. Paquidermos típicos, su piel presenta escasos pelos, sin función aislante o protectora.

Artiodáctilos con apoyo en cuatro dedos, nadan muy bien, gracias a las membranas interdigitales, y a pesar de la poca movilidad del zeugopodio y del autopodio. Aunque son mamíferos marchadores, son más ágiles en el agua, donde se sienten más seguros, y donde permanecen la mayor parte de su tiempo.

La especie común, hasta hace poco muy abundante, es de talla muy grande. Anfibios típicos, son más terrestres para comer (nocturnos), que para reposar (diurnos). Son animales muy territoriales.

Vegetarianos estrictos, su dieta puede ser muy variada, gracias a una eficaz dentición, que puede triturar muchos órganos de plantas terrestres y acuáticas. Poseen estómago plurilocular, con dos cavidades principales, aunque no son rumiantes.

Los escelidoterios presentan importantes semejanzas con los hipopótamos, a pesar de las notorias diferencias, y podrían llevar una vida semejante como "chapoteadores": menos torpes en el agua que en tierra, más seguros en el agua, se alimentaban de plantas terrestres y acuáticas.

6.- Mano capaz de cavar.- La extremidad anterior de los escelidoterios es apta para cavar, aunque no son animales cavadores típicos.

La extremidad anterior presenta caracteres propios de los cavadores, sobre todo la potente musculatura y la movilidad de sus segmentos; pero los caracteres de las uñas limitan mucho esta posibilidad.

Las uñas de los cavadores típicos son fuertes, largas y de sección aproximadamente circular, en tres o más dedos, mientras que las uñas de los escelidoterios son sólo dos, muy grandes y muy móviles, y de forma deprimida. Si la uña es deprimida, sólo es apta para cavar, excavar más bien, en terreno blando. Desde luego, no lo es para cavar madrigueras, ni se puede suponer que lo necesitasen.

Una garra así también es apta para clavarse en acción defensiva, como se estudiará en su momento; pero no parece que quedase justificada una adaptación tan importante por esta sola función en el caso de los escelidoterios, los cuales, en ese caso, no serían cavadores en absoluto.

Por lo tanto, si se admite que los escelidoterios no eran cavadores típicos, pero podían cavar o excavar, cabe suponer que empleasen esta aptitud en procurarse alimentos.

No es contrario a los demás rasgos del animal que excavase en suelos blandos (tierra húmeda, barro, fango); o suelos sueltos (arenas, loess); o en orillas o paredes de cauces, en posición más o menos erecta. Así podrían encontrar vegetales tiernos, que le resultarían especialmente útiles durante la estación adversa. Animales tan poco cavadores como son los Suidos, encuentran una parte importante de su dieta removiendo el terreno, pero sólo terreno blando.

Son muy variadas las plantas que presentan órganos subterráneos bastante nutritivos, por almacenar sustancias de reserva: raíces, bulbos, tubérculos, rizomas. Son más jugosos los bulbos y tubérculos, y más duros las raíces y los rizomas, especialmente los rizomas de gramíneas, abundantes en todas las zonas pantanosas.

Por otra parte, los escelidoterios vivían en biotopos de suelo blando o muy blando (fango), fácilmente removible con esas uñas y esa mano tan ensanchada. Incluso se puede considerar que no removiesen el suelo indiscriminadamente, sino que clavasen primero las uñas buscando los órganos adecuados, y luego excavasen para extraerlos.

7.- Posibilidad de estación bípeda.- En relación con la alimentación, este rasgo supone la posibilidad de acceso a órganos vegetales situados a una considerable altura.

En efecto, la notable longitud del animal se ve aumentada por el alargamiento de la cabeza y por la existencia de una larga lengua. Además, las extremidades anteriores se pueden dirigir completamente hacia adelante, paralelas al tronco; ya que están provistas de garras, podrían asirse con ellas al tronco de los árboles y estirar aún más el cuerpo. Esta es la interpretación clásica del bipedismo de los Gravígrados, y con este criterio se han hecho sus más conocidas reconstrucciones paleobiológicas.

Ecológicamente, esto supone atribuir a los Gravígrados un papel semejante a las jirafas: animales herbívoros con acceso a los árboles sin ser trepadores. Ahora bien, sin la movilidad de las jirafas.

En nuestras biocenosis es normal esta postura bípeda de los herbívoros para acceder a los brotes tiernos de los matorrales y arbustos (cabras), incluso sirviéndose de las cuernas para echar al suelo bellotas y hojas (cérvidos).

Esta interpretación paleobiológica del bipedismo de los escelidoterios es natural, y no tiene más limitación que la que impusiese la abundancia real de árboles en sus ecosistemas. Pero esta limitación es muy fuerte, dada su escasa movilidad. Desde luego, no son animales de sabana arbórea, como las jirafas, que pueden recorrer largas distancias buscando su sustento en los árboles durante la estación adversa.

7.- Cabeza alargada.- El alargamiento de la cabeza es distintivo de los escelidoterios, y sirve para nombrar a su especie más abundante. Ello supone un aumento de la longitud del animal en



estación cuadrúpeda o bípeda, y una mayor proximidad del hocico al suelo en la estación cuadrúpeda.

En relación con su alimentación, ambos hechos facilitan el acceso del animal a sus alimentos. Es una adaptación muy común en los herbívoros (caballo), y en otros animales (mirmecófagos).

En oposición a estas ventajas, el acusado prognatismo suele hacerse a expensas de la eficacia de la parte anterior de la dentición, por la disminución de la fuerza al aumentar el brazo de palanca con el que se transmite la contracción de los músculos masticadores. Muchos animales han corregido esta desventaja con otras adaptaciones, que pueden incluir la pérdida de los incisivos, o de una serie, o su limitación funcional a la captación de alimento.

Esta relación evolutiva entre prognatismo y dentición vestibular no se da en los esclidoterios, ya que su evolución específica se ha producido a partir de formas que carecen de dientes en toda la parte anterior de la cabeza, que es la que se ha alargado. La serie de molariformes no presenta diferencia notable con la de otros gravígrados semejantes.

En los casos de fuerte prognatismo, los mamíferos herbívoros presentan un gran desarrollo de los labios, con gran movilidad, necesaria tanto para la captación del alimento como para situarlo convenientemente entre las superficies oclusivas, con el concurso de la lengua.

Los esclidoterios, como se volverá a considerar en otros apartados, fueron habitantes ocasionales de zonas pantanosas, con abundante vegetación flotante, tierna, en parte de formas muy pequeñas; los labios serían el órgano adecuado para la captación de estos vegetales pequeños.

Aparte de su alargamiento, tres caracteres de la cabeza de los esclidoterios resultan especialmente significativos para la interpretación de su posible régimen alimenticio: lengua, dientes y musculatura masticatoria. Los consideramos en los siguientes apartados.

9.- Lengua muy larga y móvil.- La lengua de los esclidoterios debía ser muy notable. La parte anterior de la boca, carente de dientes, se prolonga en un largo canal sinfisario. Además, presentan un gran aparato hioideo, como los Gravígrados en general. Este aparato debía servir de soporte a una lengua muy larga y

muy móvil, que corría ampliamente por el canal mandibular. La forma de este canal justifica la forma cilíndrica de la lengua que se suele atribuir a los Gravígrados en las reconstrucciones paleobiológicas.

Se pueden resumir estos rasgos diciendo que los esclidoterios tenía lengua de oso hormiguero, aunque sin las adaptaciones extremas de éstos (canal esternal, adherencia).

Un órgano así tiene una gran eficacia prensora, en fuerza y, más aún, en precisión, con acción realizada a una distancia considerable de la cabeza. Es forzoso relacionar estas características con la alimentación: dada la carencia de dientes vestibulares y la forma de la sínfisis mandibular, la acción prensora de la lengua debía introducir en la boca la práctica totalidad de los alimentos necesarios al animal, con la excepción señalada de los vegetales pequeños flotantes.

En conclusión, se puede decir que esta lengua, larga y móvil, adquiriría el valor de una extremidad.

10.- Dentición poco eficiente.- Los dientes de los esclidoterios han sido bien descritos, pero su interpretación no es fácil. De tipo bilobulado, sin esmalte, muy hipsodontos, con el nódulo de vasodentina bien destacado, se encuentran a veces muy desgastados, casi hasta el nivel del hueso.

Se disponen en una serie poco apretada, a veces sin contacto entre las piezas, como es la dentición actual de los bradipos, aunque en estos animales la serie dentaria es más corta y la cabeza no es alargada. La superficie oclusal de la serie dentaria resulta irregular, pequeña, disyunta o con poca continuidad en las piezas; insuficiente, desde una primera impresión, para un animal herbívoro de esa talla.

La semejanza de esta dentición con la de los bradipos nos puede orientar sobre la naturaleza de los alimentos de los esclidoterios.

Los tallos y hojas, excepto los tiernos, contienen siempre una elevada cantidad de celulosa y otras sustancias estructurales y protectoras que, aparte de su mala digestibilidad, requieren una trituración intensa. Los bradipos han resuelto ambas dificultades: la digestión, con un estómago complicado; y la masticación, escogiendo hojas y brotes tiernos, lo cual no es gran problema en los bosques húmedos y cálidos en los que habitan.

Además, en relación con la masticación, presentan dos adaptaciones importantes: suplen la poca eficacia de su serie dentaria disyunta con unos rápidos movimientos masticatorios, de unas 90 veces

por minuto, únicos movimientos rápidos del animal; y poseen, en su estómago complicado, un compartimento de musculatura potente, que se ha comparado a una molleja. Con estas adaptaciones, y con una dilatada permanencia de los alimentos en el tracto digestivo (más de una semana), son fitófagos, a pesar de su mala dentición.

Parece obligado concluir que los esclidoterios se alimentarían de órganos vegetales jugosos, que exigiesen sólo una masticación ligera.

Con todo, a veces es patente el desgaste de los dientes, hasta sobresalir apenas del hueso; en otros casos, el desgaste es mucho menor. No parece que esto tuviese relación con la edad del animal, es decir, no podríamos concluir que los ejemplares viejos presenten dentición muy desgastada, a pesar de su hipsodoncia. Más correcto parece admitir que el mayor o menor desgaste dependiese de la naturaleza del alimento habitual de ese individuo; si éste era más duro, el crecimiento no bastaba para reponer el desgaste. Esta falta podría ser compensada por la mayor eficacia de esa serie desgastada, si las encías experimentaban un cierto endurecimiento entre las piezas, convirtiendo así en continua, funcionalmente, la serie dentaria disyunta.

11.- Musculatura masticatoria fuerte.- Los esclidoterios presentan marcadas inserciones de los músculos masticatorios, y el notable proceso yugal propio de muchos Xenartros: son rasgos que denotan una musculatura masticatoria bien desarrollada. Así lo confirma también el alto grado de desgaste que presenta a veces sus dientes. Es la musculatura propia de un herbívoro, que mastica bastante; quizás, como los bradipos, con rápidos movimientos.

El resultado de esta masticación sería una cierta trituración de los alimentos, a pesar de la poca eficacia de la serie dentaria. Puede que esta trituración se complementase con la acción muscular en un estómago especializado.

Con todo, los alimentos de los esclidoterios debían ser normalmente blandos (hojas y brotes tiernos, bulbos, tubérculos, raíces de reserva). Si el animal se veía obligado a alimentarse durante un período prolongado de vegetales más duros (hierbas y rizomas de gramíneas), se producía el mayor desgaste de los dientes. Con tal dentición, no resulta posible la alimentación exclusiva de vegetales duros, como las gramíneas.

11.- Aparato digestivo de herbívoro.- La carencia de celulasa en su tracto digestivo, común a todos los Metazoos con muy pocas excepciones (caracol), ha obligado a los mamíferos herbívoros a buscar la colaboración de diversos microorganismos, desarrollando estructuras anatómicas que permitan la acción de estos simbioses durante el tiempo adecuado, que siempre es bastante largo.

La más perfecta de estas adaptaciones parece ser la subdivisión del estómago en varias cavidades, acompañada de la facultad de volver a triturar los alimentos (Rumiantes), pero existen otras adaptaciones, a expensas de la parte anterior del tubo digestivo (estómago subdividido de los bradipos y de los hipopótamos, sin rumia), o de la parte posterior (ciego hipertrofiado de los Roedores, intestino grueso de los Perisodáctilos).

Como se ha indicado anteriormente, la eficiencia de todas estas adaptaciones parece ser similar, y permite la alimentación herbívora por la digestión de la celulosa, al tiempo que no logra más que un aprovechamiento parcial del contenido calórico de la misma.

Se citan algunos caracteres del aparato digestivo de *Bradypus*:

- lengua corta, normal.
- intestino de 7-10 veces la longitud del cuerpo.
- estómago muy grande y muy complejo, plurilocular, con una amplia cavidad cardial, con tres ciegos, seguida de una cavidad glandular y una cavidad de fuerte musculatura, como una molleja.
- el estómago se ha encontrado siempre lleno de hojas, con un 20-30% del peso del animal; el alimento permanece en él unas 70-90 horas.
- intestino de peristáltica muy lenta, tiempo de tránsito intestinal de los alimentos de más de una semana.
- intestino grueso sin ciego, dilatado.
- gran importancia de los procesos fermentativos bacterianos en la digestión.
- defecación y micción, simultáneas, cada 8-10 días, dura unas dos horas; se eliminan unos 1.200 cm<sup>3</sup> de orina y unos 250 g. de heces, que equivaldrían, en hombre de 70 Kg., a unos 27 Kg.

Los escelidoterios tienen un enorme tronco, en realidad, un enorme abdomen, ya que el tórax, grande también, no es tan llamativo. Sin duda lo más notable de este abdomen es la pelvis, tan extensa, poco profunda; pero la observación de otros rasgos confirma la impresión de gran abdomen. En efecto, las costillas están abiertas en un tramo

considerable, y la región lumbar es también grande; hasta los bordes laterales de la pelvis, queda un hueco muy voluminoso, más de lo que parece corresponder con la corpulencia del animal.

La conclusión debe ser que los esclidoterios tenían un tubo digestivo muy desarrollado, que contenía una gran cantidad de alimento durante un tiempo prolongado. Es decir, tenían aparato digestivo propio de herbívoros.

No se puede precisar qué parte del tubo digestivo estaba más desarrollada, para que en ella se realizase la digestión simbiótica. No obstante, es buena la referencia de los bradipos, por su dentición semejante, además de su relativa proximidad filogenética y sus lentos movimientos, los cuales tienen un estómago plurilocular semejante al de los Rumiantes. Aunque su hábitat podía ser bastante diverso, su alimentación no lo era tanto, ya que, como se dirá más adelante, los esclidoterios eran parcialmente folívoros.

A falta de otros datos decisivos, este trabajo considera probable que los esclidoterios tuviesen estómago plurilocular, sin rumia. De todas formas, el precisar este punto no es relevante en la interpretación fundamental de su Paleobiología, ya que las diversas soluciones de los herbívoros son igualmente válidas.

Existe otro dato de referencia sobre la alimentación fitófaga de los esclidoterios, que es el análisis de los excrementos de otros gravígrados, *Myiodon* probablemente. Se detectan en ellos partes duras de plantas xerófilas, erémicas.

No se pretende en este trabajo hacer una interpretación de cuál era la dieta del animal, pero se va a hacer unas breves reflexiones sobre este hallazgo, justificadas por la afinidad de *Myiodon* con los esclidoterios.

La primera consideración es que los restos encontrados corresponden a un animal que vivía en un biotopo muy distinto al de la llanura chaco-pampeana. El animal vivía u ocupaba ocasionalmente una cueva, en una estepa fría. No se sabe si en las proximidades existía un curso de agua o zona pantanosa con otro tipo de vegetación.

Además, en general, los restos reconocibles en excrementos corresponden sólo a partes no digeridas. Nada nos indican de los órganos digeridos, ni de la proporción de ambos en la dieta normal. Son necesarios otros datos para saber si se alimentaban de esas plantas duras, o si su presencia en los excrementos se debe a que no se

alimentaban de ellas. El hecho de su ingestión puede tener otras explicaciones.

Otras consideraciones sobre este hallazgo se han de referir a la dificultad de interpretar un hecho aislado; y a la incertidumbre de su atribución a *Myiodon*.

Por todo ello, el análisis de estos excrementos no aporta datos importantes para investigar la dieta de los escelidoterios.

Se está siguiendo, en la interpretación del régimen alimenticio, el criterio básico de la normalidad mammaliana de los escelidoterios, y la propia interpretación confirma esta normalidad.

En efecto, un abdomen grande, que aloja un intestino grande, en el que se encuentra una cantidad grande de alimento, indica que el alimento se detiene bastante tiempo en el intestino, lo cual es debido, en todos los casos conocidos, a dos causas: a que el alimento se digiere con dificultad, y a que no es totalmente aprovechado. En otro caso, no se requeriría un intestino tan grande. El hecho de poseerlo los escelidoterios, indica que tampoco ellos tenían celulasa en su tracto digestivo, ni conseguían un aprovechamiento de los alimentos muy grande; es decir, no son excepcionales en los mamíferos herbívoros.

13.- Regulación térmica imperfecta.- Se ha atribuido a los escelidoterios una regulación térmica imperfecta, y en ello se ha encontrado una de las causas de su extinción. La atribución de este tipo de homeotermia está avalada por el hecho de que la posean los Xenartros actuales.

Considerando sólo los perezosos, se señala que mantienen una temperatura interna de 34°C en un ambiente a 30°C; la temperatura sube de 2 a 4°C al alcanzar o superar el ambiente los 37°C. Es notable que el animal, al sol, alcanza los 36-36,8°C, mientras que, a la sombra, se mantiene entre 30-32,2°C; su óptimo térmico está en los 25-32°C. La elevación brusca de la temperatura les produce trastornos graves. Cuando la temperatura ambiente llega a los 10-15°C, la temperatura interna de *Bradypus* baja hasta 20°C, y el animal entra en letargo.

Otros datos confirman la capacidad de adaptación de los bradipos a la homotermia imperfecta: para una variación ambiental de 20°C, la temperatura rectal varía 6,5°C, y la axilar 9°C; en un descenso de la temperatura ambiente desde 27 hasta 10°C, la temperatura interna de una hembra grávida baja menos de 6°C, mientras que la de la no gestante baja 10-13°C.

Su respiración es de ritmo muy irregular, con largas pausas, de unas 6 a 10-15 veces por minuto; pero al sobrepasar la temperatura ambiental los 37°C, se produce una fuerte polipnea de hasta 140 veces por minuto. Experimentalmente, pueden estar sin respirar hasta 20 minutos; se produce entonces un aumento del ácido láctico en sangre, y el ritmo cardíaco baja casi dos tercios.

En relación con este tipo de homeotermia, ya se ha señalado que su metabolismo basal, su corazón y su ritmo cardíaco son muy bajos, del orden de un 50% de los de los mamíferos de su peso. Con estos bajos valores metabólicos, no es de extrañar que los perezosos permanezcan en reposo unas 20 horas diarias.

La coincidencia de un bajo metabolismo basal, de la posibilidad de letargo y del poco consumo en sus lentos desplazamientos, reducen mucho sus necesidades energéticas, que resultan del orden de diez veces menores que las de los mamíferos similares. Por consiguiente, su necesidad de alimentos es diez veces menor.

---

Con el estudio realizado, resulta muy aceptable la hipótesis de una homeotermia imperfecta en los escelidoterios, por varias razones: es congruente con varios rasgos del animal, y no es contrario a ninguno de ellos; reduce el problema de la consecución de alimento; y parece que éste sería un carácter general de los Xenartros.

Se justifican estas razones.

a) El descenso del metabolismo basal que suelen presentar los homeotermos imperfectos parece un carácter que debe acompañar a su escasa movilidad y a la lentitud de sus movimientos.

En efecto, el gasto biológico que supone la homeotermia perfecta resulta innecesario en un animal poco activo en su vida ordinaria. Tampoco se justifica por su posible utilización ocasional en situaciones de emergencia, que pueden ser resueltas con homeotermia imperfecta.

El caso de los bradipos, aunque extremo, es muy demostrativo, porque en ellos se realiza esta asociación de caracteres en una solución biológicamente congruente.

b) Esta hipótesis ayuda a resolver el problema que siempre ha supuesto encontrar una dieta adecuada para los escelidoterios.

Como se ha indicado en la Introducción de este trabajo, la consideración de los escelidoterios como "grandes herbívoros" no se ha completado con la asignación de un régimen concreto, por su pobre dentición; la consideración como insectívoros o malacófagos no ha sido adecuada para animales tan grandes.

Se advierte que este problema presentaba una dimensión cualitativa y una dimensión cuantitativa: se admitía que comían mucho, pero no se sabía qué comían. Con este planteamiento, el problema se hace menor si se establece que no comían tanto.

En la hipótesis de una homeotermia menos perfecta y más baja, las necesidades alimenticias del animal son significativamente menores, aunque esta disminución no resolvería el problema por sí sola.

Este trabajo se hace con la conciencia del peligro que entrañan las hipótesis cómodas en la epistemología científica: peligro de que sean aceptadas sin la debida crítica las hipótesis que vienen a resolver problemas espinosos. No se desea caer en él.

c) El recurso del letargo prolongado para disminuir el gasto energético no es aplicable a los escelidoterios, pero se puede admitir un letargo ocasional poco profundo, que constituiría un complemento eficaz en el ahorro energético conseguido con su tipo de homeotermia.

El letargo profundo requiere un lugar suficiente aislado y protegido para el animal. Los escondrijos habituales (madrigueras, huecos en árboles o entre las piedras, cuevas) no existen en la llanura argentina o no son del tamaño adecuado para animales tan grandes. Por lo tanto, hay que desechar el letargo profundo para los escelidoterios en este biotopo.

Se puede considerar un letargo ocasional, menos prolongado, como es frecuente en los animales con homeotermia imperfecta: un estado de inmovilidad y de sopor profundo. También conlleva un ahorro energético, y tiene la ventaja funcional de su fácil adquisición y cese; pero presenta el inconveniente de la vulnerabilidad del animal durante el mismo.

Este inconveniente se podría superar con la elección de un lugar algo resguardado, como es un islote de cañaverales; y también, con un turno de vigilancia, si los escelidoterios eran gregarios. Con una solución comparable, manadas de herbívoros realizan las funciones vegetativas en un descanso relajado, con economía energética, mientras vigilan algunos individuos.



Parece que este tipo de letargo sí podrían tenerlo los escelidoterios, como lo tienen otros homeotermos imperfectos, aumentando con ello el ahorro energético que ya supone este tipo de homeotermia.

d) Todos los Xenartros actuales son homeotermos imperfectos; parece probable que lo fuesen también los escelidoterios.

Los tres grupos de Xenartros actuales (armadillos, perezosos, hormigueros) son la reliquia de los grandes grupos del Pleistoceno: con los modestos Dasipódidos y Bradipódidos actuales nunca habiéramos sospechado la abundancia, diversidad y espectacularidad de sus parientes pleistocenos.

Los Xenartros actuales no son formas primitivas, sino muy evolucionadas; por lo tanto, su homeotermia imperfecta se debe interpretar como la permanencia de un carácter ancestral.

Además, estas formas pertenecen a las tres grandes divisiones de los Xenartros, de lo que se debe deducir que la homeotermia imperfecta era carácter ancestral de todos los Xenartros.

Finalmente, resultaría muy extraño que la amplia extinción de los Xenartros hubiese respetado sólo a los homeotermos imperfectos.

Por estas causas, parece más probable que todos los Xenartros hayan sido homeotermos imperfectos.

Esto no significa que todos los Xenartros tuviesen los mismos valores de regulación térmica. Tampoco excluye que algunas especies hubiesen adquirido una homeotermia perfecta o casi perfecta; ello sería siempre posible, dada la diversidad de la evolución en este y otros procesos.

En suma, este estudio considera muy probable que los escelidoterios fuesen homeotermos imperfectos, lo cual sería un carácter general de los Xenartros.

## 2º.- ANÁLISIS DE LOS CARACTERES DE LOS ECOSISTEMAS

Se analizan brevemente las características del principal ecosistema en el que vivieron los escelidoterios, que tengan relación con su régimen alimenticio.

## 1 - ANÁLISIS DE LOS CARACTERES DE LOS BIOTOPOS

Se consideran los siguientes caracteres de la llanura chaco-pampeana: llanura muy lisa; cursos de agua y formaciones aluviales; zonas pantanosas; variaciones estacionales considerables; variaciones climáticas fuertes.

### 1.-Llanura muy lisa.

La llanura chaco-pampeana es una amplia llanura abierta, sólo cerrada en su flanco oeste por los Andes, que se encuentran a considerable distancia de la llanura típica. Sólo destaca el sistema de la Sierra de Córdoba, y las pequeñas Sierras interiores de la zona suroriental.

En esta gran llanura el relieve es insignificante; además, las pequeñas variaciones topográficas han sido suavizadas por el depósito del loess. Apenas se señalan los bordes de los bloques basculantes, que no llegan a formar colinas, y las barrancas poco encajadas.

En una llanura tan plana, los animales que la pueblan no necesitan estar adaptados al aumento del gasto energético que se produce al subir cuevas más o menos pendientes o largas; sólo deben responder al consumo energético derivado de la distinta velocidad en la marcha o de otras situaciones, como la lucha. Esto es sólo un dato a tener en cuenta, aplicable a todas las poblaciones de la llanura chaco-pampeana, tanto a los escelidoterios como a sus depredadores o competidores, pero no generalizable como carácter específico.

En la zona más meridional de esta llanura, y en períodos más fríos que el actual, puede pensarse en la conveniencia del letargo invernal para animales no migratorios, incluso de la talla de los escelidoterios. Ahora bien, esto no sería posible en una llanura tan lisa, que no ofrece un lugar adecuado donde ocultarse. Los animales de esta llanura tendrían que utilizar otras formas de superar la estación adversa.

### 2.- Cursos de agua y formaciones aluviales.

Esta gran llanura está atravesada por bastantes cursos de agua, como se ha señalado. La característica común a todos ellos es la débil corriente y la poca profundidad, consecuencia de la escasa pendiente y la ausencia de relieve.

Cualquier aumento importante de caudal, bien por lluvias en la propia llanura o por crecimiento de los ríos andinos, ocasiona con frecuencia el desbordamiento de los ríos y arroyos, con las consiguientes inundaciones y la formación de nuevos cauces, que son poco estables. El resultado de todo ello es que los ríos y arroyos discurren por una banda alargada de cauces divagantes más o menos anastomosados, con lo que se produce un considerable aumento del dominio fluvial propiamente dicho.

En todo este dominio fluvial se originan abundantes formaciones aluviales, con los materiales que aportan los ríos andinos y con el loess tan ampliamente distribuido: abanicos fluviales, cauces divagantes y formaciones deltaicas.

En relación con la alimentación de los escelidoterios, hay que resaltar que toda esta extensión del dominio fluvial implica una multiplicación de los márgenes fluviales, por la proliferación de nuevos cauces en todas esas formaciones aluviales.

No se pueden señalar unas características generales fisiográficas de los márgenes fluviales, que son muy variados; pero siempre son muy importantes ecológicamente. La primera causa de esta importancia reside en el propio concepto de margen: es el ecotono entre los dos biotopos más diferenciales, el acuático y el terrestre. Aparte de la tensión que implica este término, que afecta a los animales de la biocenosis en varias de sus actividades vitales, se pueden indicar algunas características en relación con la alimentación de los animales vegetarianos.

La primera es que, desde el agua, los órganos subterráneos de las plantas terrestres marginales son más asequibles que los de las mismas plantas apartadas del agua, como son los rizomas de gramíneas.

Además, en la llanura chaco-pampeana hay que destacar la frecuente presencia de arbolado en estas orillas y, especialmente, en las formaciones deltaicas, que son las que nos han proporcionado la mayor parte de los restos de escelidoterios. A veces, el arbolado está claramente limitado a los márgenes de los cauces. En este caso, las ventajas ecológicas del arbolado en los biotopos no boscosos están incorporadas a las de los márgenes. En relación con la alimentación, estas ventajas son varias, pero con el rasgo común de que los árboles son un elemento regulador de la continuidad de alimento en la biocenosis. En este sentido, se puede señalar que muchas especies fructifican al comienzo de la estación adversa, incluso durante ella; y que el arbolado no caducifolio asegura la existencia de partes verdes, aunque no sean tiernas, durante la estación adversa.

Por otra parte, los cauces de todo este dominio fluvial mantienen las mismas características: escasa profundidad y débil corriente. Por lo tanto, no suponen una barrera para los grandes mamíferos terrestre, como son los esclidoterios.

El biotopo deltaico propiamente dicho, y todo el biotopo aluvial a que se hace referencia, es muy productivo, y podía ser asiento de una importante biocenosis. Este biotopo incluye áreas permanentes de zonas pantanosas, más o menos variables estacionalmente, y unas zonas de inundación irregular, con caracteres que se comentan en el próximo apartado.

### 3.- Zonas pantanosas.

El resultado de la falta de relieve de la llanura, de la pluviosidad, y del aporte de los ríos, es la existencia de extensas zonas pantanosas, unas con agua permanente y otras con desecación estacional, cuyo gran desarrollo se ha comentado en el estudio del ecosistema.

Las zonas pantanosas típicas, con agua permanente y vegetación enraizada y flotante, son bastante productivas. También lo son las zonas de desecación estacional, cuando la regularidad de las variaciones permite el establecimiento de una comunidad vegetal estable. En cambio, las zonas de inundación y desecación irregular son menos productivas. Todo esto se entiende referido a las zonas pantanosas de agua dulce, no a las de aguas más o menos salinas.

Para las poblaciones animales que habiten estas zonas y, más en concreto, para los mamíferos del tipo de los esclidoterios, es determinante su adaptación a la marcha en un suelo siempre blando o encharcado. En el caso de los esclidoterios, la extensa planta del pie y la posibilidad de erguirse sobre el tren posterior les permitiría la marcha bípeda, de modo similar al de otros gravígrados, mientras que la uña del dedo III les proporcionaba un agarre eficaz en suelo blando para la progresión bípeda y, más necesario aún, para la progresión cuadrúpeda.

En cuanto a la alimentación, la abundancia de la productividad parece que aseguraría la subsistencia de poblaciones importantes de mamíferos, pero esto depende también de otras circunstancias. Así lo podemos constatar en los ecosistemas actuales de este tipo, que presentan densidades muy variables de grandes mamíferos.

Limitándonos a los ejemplos más orientativos en relación con los esclidoterios, vemos que mamíferos chapoteadores típicos, como son los

hipopótamos, sí alcanzan densidades importantes en estos biotopos. Algunos mamíferos grandes, como el ciervo del P. David, se han adaptado a la vida en suelo blando, alargando los dedos y ensanchando las pezuñas; otros, como los tapires, no han experimentado la tendencia reductora del número de dedos tan generalizada en los Perisodáctilos, manteniendo una estructura primitiva, pero que es más eficaz para la vida en suelo blando. En el caso de los hipopótamos, se trata de animales más acuáticos que terrestres, con adaptaciones específicas a la vida acuática; los ciervos davidianos y los tapires son animales terrestres, con adaptaciones a los parajes húmedos. Pero hay que advertir que estos animales viven mejor en biotopo de tipo aluvial, y con bastante arbolado.

La abundancia de los hipopótamos se nos presenta ligada a los climas cálidos, incluidos los períodos interglaciares en buena parte de Europa; también son de clima cálido los tapires, mientras que los ciervos davidianos eran de climas templados, con fuertes variaciones estacionales.

Los escelidoterios vivieron, ciertamente, en biotopos deltaicos típicos, que incluían zonas húmedas; no presentan adaptaciones referibles a la vida acuática y, especialmente, no serían buenos nadadores. En este sentido, serían animales terrestres adaptados a vivir en suelos blandos. En un próximo apartado se considerarán las variaciones estacionales de estos biotopos.

La falta de estudios suficientes sobre los yacimientos que han proporcionado los restos de escelidoterios no permite fundamentar mejor las consideraciones que se vienen haciendo, ni ampliarlas bastante más, como sería deseable para un estudio más completo de la paleobiología de estos animales.

Por los datos disponibles, parece que la inmensa mayoría de los restos de escelidoterios proceden de formaciones aluviales, lo cual es normal en los restos de mamíferos terrestres de similares biotopos, ya que estas formaciones permiten la fosilización, están bastante localizadas, y son más asequibles para los hallazgos y excavaciones. Es obvio que no se puede concluir la presencia exclusiva de esos mamíferos en esas formaciones.

En el caso de los escelidoterios, es correcto concluir que vivían perfectamente en biotopos aluviales, con cierta abundancia de arbolado, con bastantes cursos de agua, con zonas pantanosas y suelo blando, lo cual implica que su alimentación en este biotopo debía ser fácil. A estas condiciones se referirá la hipótesis sobre el régimen alimenticio básico de los escelidoterios.

Pero hay de considerar también la posibilidad de existencia de los esclidoterios en las zonas pantanosas típicas de la llanura chaco-pampeana, sin arbolado, y alejadas del dominio fluvial propiamente dicho.

En relación con la alimentación de los esclidoterios que pudiesen vivir en ellas, estas zonas pantanosas presentan dos caracteres diferenciales principales respecto al dominio fluvial: la ausencia de arbolado y la mayor variabilidad estacional.

La ausencia de arbolado obliga a una mayor especialización en la alimentación, al no disponer de la variedad de partes comestibles arbóreas. Esto adquiere mayor importancia en los períodos de escasez.

En las zonas pantanosas se acusa más la variabilidad estacional, como en cualquier biocenosis con poca diversificación. En concreto, son muy escasas las partes blandas durante la estación adversa, y son duras o muy duras las partes verdes residuales de gramíneas y ciperáceas. Por lo tanto, los esclidoterios que viviesen en zonas pantanosas habrían de tener una alimentación muy especializada, con recurso, durante la estación adversa, a los órganos subterráneos, rizomas en su mayoría, que son bastante duros.

#### 4.- Variaciones estacionales considerables.

En los párrafos anteriores se ha aludido a casi todas las cuestiones que relacionan la alimentación con las variaciones estacionales.

Anteriormente se dijo que los esclidoterios habitaron biotopos con considerables variaciones climáticas estacionales, en los que no abundan los brotes tiernos de los vegetales durante la estación seca o fría.

Intentaremos precisar estos conceptos.

Las variaciones estacionales en la llanura chaco-pampeana son las normales en las latitudes medias, es decir, bastante acusadas. No son extremas, como ocurre en Eurasia o Norteamérica, originadas éstas por la influencia de la extensa área continental circumpolar.

Las variaciones son menos acusadas en la parte norte de la llanura chaco-pampeana; y en la parte oriental, de mayor influencia marítima, que es donde se encuentra la mayor abundancia de esclidoterios.

Las variaciones son más acusadas en la zona más continental y más al sur, con descenso importante de la temperatura cuando se instala el régimen de vientos del sur, de origen patagónico.

El ciclo estacional produce efectos importantes en las plantas, incluso en las no caducifolias, que interrumpen el desarrollo de nuevos brotes durante la estación adversa, que es la estación fría o seca; en este biotopo, la estación fría.

La falta de brotes tiernos es más acusada en las llanuras sin arbolado, secas o húmedas, con predominio de Poáceas y Ciperáceas. La influencia del descenso de temperatura es muy notable en los carrizales y cañaverales, cuando se llegan a secar la práctica totalidad de las partes aéreas. También en las llanuras más o menos esteparias se produce una gran disminución de las partes verdes, y el endurecimiento de las residuales.

En las llanuras con arbolado, sean sabanas o deltaicas, la disminución de alimentos jugosos es menos acusada, ya que los árboles no caducifolios conservan las hojas, que no suelen ser muy duras, y muchos fructifican al final de la estación favorable o al comienzo de la adversa, proporcionando alimento nutritivo acumulable en reserva de grasa.

No obstante, en estos biotopos, y mucho más, proporcionalmente, en las llanuras sin arbolado, quedan enterrados rizomas, raíces, bulbos y tubérculos, más o menos tiernos, con los que pueden subsistir los animales capaces de extraerlos, como eran los escelidoterios.

##### 5.-Variaciones climáticas fuertes.

Con los datos existentes sobre las variaciones climáticas a lo largo del Plio-Pleistoceno, se puede constatar que los escelidoterios vivieron en períodos más cálidos y más húmedos que el actual, y también en períodos más fríos y más secos. Por lo tanto, parece aceptable una primera deducción: los escelidoterios vivirían bien en las actuales condiciones climáticas. Esto nos orientaría decisivamente en la interpretación de su régimen alimenticio, pero no puede ser aceptado como criterio general.

Desde luego, no es generalizable a todos los biotopos en los que han vivido los escelidoterios. Ya Boule (1920) deducía que la fauna mammaliana de Tarija, semejante a la de otros yacimientos andinos,

habría vivido en condiciones más húmedas y más cálidas que las actuales, y la considera incapaz de soportar los actuales inviernos andinos, menos aún en los yacimientos de casi 4.000 m. de altitud en los que se han encontrado escelidoterios.

Limitándonos a la llanura chaco-pampeana, y a la parte de mayor abundancia de los escelidoterios, sí parece que éstos hayan vivido en ella en condiciones climáticas similares a las actuales. No obstante, con el insuficiente conocimiento que se tiene del paleoecosistema de los escelidoterios, no se puede deducir que podrían vivir en el biotopo actual, que incluye otros factores, que no son climáticos y, especialmente, por el hecho de que la extinción de los escelidoterios se ha producido en las condiciones climáticas actuales.

Este trabajo no puede entrar en el tema de la Gran Extinción en toda América, ni menos decidirse por alguna de las hipótesis estudiadas o proponer una nueva. Un fenómeno paleontológico de tal magnitud, y que afectó por igual a especies muy semejantes y muy diversas de los escelidoterios, y a las poblaciones de biotopos en los que éstos vivían y en los que no vivían, no puede ser interpretada por el estudio de los escelidoterios.

Hay que admitir que se tienen que haber producido algunos cambios, muy recientes, en las condiciones necesarias para la vida de muchas especies en toda América, y que estos cambios han determinado su extinción; pero no se puede precisar cuáles han sido.

Por lo tanto, tampoco sería válida ninguna conclusión sobre si estas especies podrían vivir en las condiciones actuales, ya que son desconocidas las causas de su extinción, y no se sabe si aún persisten.

Precisamente la mayor dificultad que presenta la interpretación de la Gran Extinción es que se ha producido no sólo sin causa aparente, sino en condiciones semejantes a las que existían en períodos de pleno desarrollo de estas especies, según los datos de que se dispone.

Con todas estas salvedades, se va a utilizar, para la interpretación del régimen alimenticio de los escelidoterios, el criterio de que vivieron en biotopos y formaciones vegetales semejantes a los actuales.

Los yacimientos en los que aparecen los escelidoterios se encuentran en la región tropical, en la región templado-cálida y en la región templado-fría de Suramérica. De la diversidad climática actual de



estos yacimientos no se puede deducir, directamente, que los esclidoterios fuesen euritermos, ya que no consta que aquellos biotopos tuviesen, sincrónicamente a la ocupación por los esclidoterios, los climas actuales; sería posible que los hubiesen ocupado sólo en períodos de clima más húmedo y cálido que el actual de la llanura chaco-pampeana, clima en el que, ciertamente, fueron abundantes.

Los escasos datos disponibles indican que los esclidoterios soportaron notables variaciones de temperatura, tanto estacionales como climáticas, aunque se desconoce cómo les afectaban, ni cuáles eran los límites de tolerancia. Con todo, cualquier interpretación que se haga sobre su alimentación ha de tener en cuenta estas variaciones.

## 2 - ANÁLISIS DE LOS CARACTERES DE LAS BIOCENOSIS

En este apartado se intentará relacionar con la biología de los esclidoterios algunos caracteres de las biocenosis en las que vivieron, que tan imperfectamente conocemos. Ya se ha hecho referencia expresa a la mayoría de ellos.

Se consideran algunos rasgos de las formaciones vegetales y de las poblaciones de herbívoros y de carnívoros.

### 1.- Formaciones vegetales.

Al estudiar la alimentación de una población de herbívoros, es fundamental el conocimiento de la producción primaria del ecosistema; de su diversidad; y de su distribución estacional. A falta de datos precisos sobre los cambios en el ecosistema durante el Cuaternario, se tomarán como referencia las condiciones actuales.

a) Formaciones con arbolado.- El biotopo que ha proporcionado los restos de esclidoterios más abundantes es el de llanura boscosa y húmeda, con abundantes cursos de agua, que tiene una alta producción, bien diversificada y distribuida.

Al estudiar el ecosistema, se ha aludido a la importancia ecológica del arbolado, ya que favorece una mayor productividad, por el mejor aprovechamiento de la energía solar en los sucesivos estratos; ofrece mayor diversidad de órganos vegetales a los herbívoros que puedan conseguirlos; y distribuye mejor la producción a lo largo del ciclo anual.

Estas ventajas las podían aprovechar bien los escelidoterios, con su elevada talla en posición bípeda, y su lengua larga y móvil, ya que la altura hasta la que se pueden alcanzar órganos de árboles es un factor decisivo en este tipo de alimentación, para los mamíferos no trepadores.

Además, los escelidoterios podrían ayudarse de la motilidad y robustez de sus largas uñas para asirse a los árboles en postura erecta, bien para doblar las ramas flexibles, bien para incorporarse mejor en suelo blando, con el consiguiente aumento, para ellos, de órganos arbóreos asequibles.

Esto no significa que su alimentación fuese exclusivamente arbórea. En esta formación vegetal, bien diversificada, existen otras hierbas y arbustos; también abundantes plantas palustres enraizadas, Poáceas y Ciperáceas, duras o secas en buena parte del año, pero con brotes tiernos durante la época de crecimiento; y vegetación flotante, muy jugosa, en los numerosos estanques y cursos de agua.

Si a esta abundancia y diversidad de órganos vegetales verdes se añade la presencia de órganos subterráneos de reserva, también asequibles a los escelidoterios, se llega a la conclusión de que estos animales podrían alimentarse sin dificultad en este biotopo, en el que fueron tan abundantes.

b) Pampas y zonas pantanosas.- El conocimiento actual de los yacimientos en la llanura chaco-pampeana no permite precisar si el hábitat de los escelidoterios se extendía también a la Pampa Seca, a la Pampa Húmeda y a las zonas pantanosas, todas sin arbolado. La dificultad de la fosilización y hallazgos en estos biotopos podría justificar la escasez de restos de escelidoterios.

Las consideraciones que siguen se refieren a cualquier parte de la llanura chaco-pampeana desprovista de arbolado en un determinado período, ya que las oscilaciones climáticas harían variar los límites del área boscosa, que se extendería en los períodos más cálidos y húmedos, con el aumento del dominio aluvial.

No parece posible la alimentación de los escelidoterios en la Pampa Seca. Los mamíferos grandes de estepa presentan un conjunto de caracteres adaptativos alrededor de dos rasgos principales: movilidad y dentición trituradora de hierbas duras, impuestos por la naturaleza de la fitocenosis, poco densa. Los escelidoterios son lentos y de pobre dentición, es decir, territoriales y vegetarianos de plantas no duras.

Tampoco parece posible su alimentación en la Pampa Húmeda, por las mismas razones. Esta fitocenosis tiene mayor productividad y consta de vegetales menos duros, es decir, exige menor movilidad y dentición menos especializada en los herbívoros, pero estas condiciones, aunque más benignas, tampoco resultan adecuadas para los escelidoterios.

La Pampa Húmeda y la Seca presentan, además, acusadas variaciones estacionales, importante dificultad añadida para la alimentación de los herbívoros.

El conjunto de caracteres que define a los escelidoterios tampoco son los propios de animales de estepa o pradera. Hay que señalar también que resultan muy vulnerables a sus depredadores en este biotopo, como se estudiará en otro capítulo.

En cuanto a su posible vida en terrenos pantanosos, presenta grandes dificultades. La fitocenosis es muy productiva, pero tiene poca diversidad, y una importante variación estacional en la cantidad y en la calidad, con drástica disminución de partes vegetales tiernas: plantas flotantes y brotes tiernos. Queda una importante reserva sobre todo de rizomas, pero éstos no suelen ser blandos.

Para sobrevivir en esta fitocenosis, los escelidoterios habrían de tener una alimentación muy especializada durante la estación adversa, quizás de algunas especies de órganos subterráneos más jugosos. No hay datos sobre este punto, pero no parece probable.

Otros caracteres adaptativos de los escelidoterios relacionables con la alimentación, como son el alargamiento de la cabeza y el desarrollo de la lengua, no tendrían, en el biotopo pantanoso, un claro significado.

Por todo ello, parece que los escelidoterios no eran habitantes típicos del biotopo pantanoso.

## 2.- Poblaciones importantes de herbívoros.

Con la provisionalidad que impone la escasez de datos disponibles, se van a considerar dos aspectos de esta abundancia de herbívoros: las relaciones alimenticias entre ellos y el frecuente hallazgo de esqueletos completos.

a) Relaciones alimenticias.- Es conocida la abundancia extraordinaria de grandes mamíferos herbívoros en la llanura chaco-pampeana, pero son desconocidas sus relaciones, que serían, como en los ecosistemas actuales, unas favorables y otras desfavorables.

En relación con su alimentación, la relación dominante entre las especies sería, sin duda, la de una seria competición, a pesar de la alta productividad primaria del ecosistema. En tales casos, la solución ideal es un reparto de nichos ecológicos, pero no se da nunca perfectamente; hay que pensar más bien en una competición, mitigada por un cierto reparto de nichos.

La competición es tanto mayor cuanto más afines son las especies; son muy afines varias especies de escelidoterios y de otros gravígrados. El máximo conflicto, ya no como relación interespecífica, se da entre los individuos de la misma especie, que presentan las mismas necesidades, y que disponen de los mismos recursos del ecosistema para resolverlas.

Nada se puede decir sobre el reparto de nichos en este ecosistema; en concreto, sobre el reparto de nichos entre los gravígrados semejantes a los escelidoterios.

Más en general, la abundancia de los grandes herbívoros, en su consideración interespecífica e intraespecífica, les tuvo que ocasionar graves problemas de nutrición en los cambios ocasionales de producción del ecosistema, y en los cambios debidos a las oscilaciones climáticas, con la consiguiente disminución de su vitalidad.

b) Hallazgos de individuos completos.- Se ha lamentado anteriormente la falta de estudios completos de los ecosistemas y, también, de los yacimientos suramericanos, especialmente en lo referente a los escelidoterios. Sin duda que estos estudios son factibles, en concreto los tafonómicos, que pueden aportar datos decisivos sobre los ecosistemas; en este caso, sobre las poblaciones de herbívoros.

Es frecuente el hallazgo de esqueletos completos de escelidoterios. Ya los restos del primer hallazgo de la especie tipo en el norte de Patagonia, en Punta Alta, "fueron descubiertos en su posición relativa natural" (Owen, 1840). Es igualmente frecuente el hallazgo de esqueletos completos de otros herbívoros, desde el megaterio de Luján.

Es éste un importante dato tafonómico, cuya interpretación paleontológica adecuada habría de hacerse dentro del estudio integral del paleoecosistema (causa de la muerte, tiempo de permanencia sin enterramiento, forma de enterramiento). Aunque las cuestiones

tafonómicas quedan fuera de este trabajo, se proponen algunas consideraciones sobre este dato en relación con la alimentación de los esclidoterios, y también, en el apartado siguiente, en relación con sus depredadores.

Estos hallazgos suponen normalmente un rápido enterramiento de un animal recién muerto, lo cual excluye tanto la muerte por un depredador, que lo hubiese despedazado al comérselo, como la permanencia prolongada del cadáver en superficie o en el agua. Las excepciones en esta permanencia no suelen darse en biotopos templados y húmedos, en los que es rápida la descomposición de los cadáveres.

Por consiguiente, hay que pensar en una muerte causada por el propio agente que los entierra (una avenida); o en una muerte no violenta por enfermedad, vejez o desnutrición (factores que se combinan de muchas formas), seguida del enterramiento rápido que suele producirse en los biotopos aluviales, sin que sea necesario que el enterramiento haya sido inmediato.

No parece probable la muerte de un esclidoterio sano por una avenida en la llanura chaco-pampeana, tratándose, como se ha interpretado, de un animal que se movía bien en el agua y terrenos pantanosos, y no siendo violentas las avenidas en una llanura tan extensa. Por lo tanto, hay que pensar en una muerte no violenta.

Estas muertes son raras en los ecosistemas estabilizados, en los cuales son eliminados los individuos débiles antes de morir. No obstante, existen excepciones importantes en el caso de los grandes mamíferos con pocos depredadores o ninguno, que suelen morir de muerte no violenta.

Por otra parte, el recurso a una epidemia como explicación de un hecho paleontológico sólo puede adoptarse con suma cautela; pero esas epidemias existieron, sin duda, y existen actualmente, con resultados catastróficos para las poblaciones.

La repetición de hallazgos de esqueletos completos de esclidoterios en diversos yacimientos de diversas épocas convierte este hecho en habitual y, por consiguiente, lleva a buscar su explicación en las condiciones habituales de la vida de los esclidoterios, más que en factores excepcionales.

Por lo tanto, parece probable que los esclidoterios muriesen, frecuentemente, de muerte no violenta; pero no se puede precisar la influencia de una posible desnutrición en estas muertes.

También hay que admitir como posible que la población de escelidoterios haya experimentado importantes fluctuaciones, ligadas a las oscilaciones climáticas, y que los períodos de disminución de las poblaciones, más bien cortos, hayan coincidido con un aumento de la probabilidad de enterramiento, por la misma oscilación climática. La conjunción de estos dos factores, abundancia de cadáveres y buenas condiciones de enterramiento, explicarían la abundancia de esqueletos completos. Tampoco en esta hipótesis se puede precisar la influencia de la alimentación.

### 3.- Poblaciones no muy abundantes de carnívoros.

La actividad de los carnívoros en los ecosistemas origina en los herbívoros dificultades adicionales en su alimentación: en la consecución de alimento, en la tranquilidad necesaria para la digestión, en el mayor consumo calórico que provocan. A estos efectos inmediatos se puede añadir uno más importante, dentro del marco de influencia de los depredadores en la evolución de sus depredados: la presión de los carnívoros puede influir en ellos para hacerlos vivir en biotopos menos favorables respecto a la asequibilidad de los alimentos, pero más favorables para su defensa, es decir, para su supervivencia. Esto, a su vez, determinará otras adaptaciones.

No se conocen lo suficiente los paleoecosistemas suramericanos como para poder apreciar hasta qué punto la presión de los depredadores pudo influir en dirigir la adaptación de los escelidoterios hacia determinados biotopos, en lo que se refiere al Terciario tardío, durante el desarrollo de los escelidoterios. Tampoco se puede precisar hasta qué punto la presión de los nuevos carnívoros pleistocenos haya podido acantonar a los escelidoterios, ya desarrollados, en determinadas áreas de la llanura chaco-pampeana. Sin embargo, no parece que esta presión haya sido muy intensa.

Se ha aludido anteriormente a la desproporción existente entre herbívoros y carnívoros en los ecosistemas suramericanos durante el Terciario. Esta desproporción habría disminuido, en general, después de la llegada de los eficaces carnívoros norteamericanos. En particular, respecto a los depredadores de los escelidoterios, su aumento cualitativo y cuantitativo ha sido muy importante, como se comentará en el capítulo siguiente; pero seguiría existiendo en el ecosistema una cierta escasez de carnívoros respecto a los herbívoros.

En este mismo sentido, se puede relacionar con los depredadores el hallazgo habitual de esqueletos completos de escelidoterios, que se ha comentado en el apartado anterior.

Los grandes mamíferos no suelen ser devorados únicamente por el depredador que los mata, excepto cuando se trata de depredadores en manada; normalmente, participan otros animales, carroñeros, que causan la mayor dispersión de los restos devorados. En este sentido, los grandes carroñeros rompen o trituran la mayoría de los huesos grandes, mientras que los pequeños carroñeros tienen acceso a huesos menores, como los de los pies y manos. En algunos casos de paleoecosistemas mejor conocidos, se puede determinar qué carnívoro ha causado la fragmentación ósea.

Por lo tanto, el hecho de encontrarse un esqueleto completo de un gran mamífero indica que no fue devorado por carroñeros, y que, probablemente, no fue devorado en parte o totalmente por un depredador solitario o en grupo, lo cual implica, normalmente, que no fue matado por un depredador.

Son abundantes los esqueletos muy completos de escelidoterios, con huesos grandes y pequeños del mismo individuo. En las descripciones que se han hecho, en la 1ª Parte, se ha señalado que los huesos de los escelidoterios constan de poco tejido compacto y mucho tejido esponjoso; es decir, son poco resistentes. En fresco serían bastante tiernos, apetitosos para los depredadores y carroñeros. No hubiese extrañado que estos huesos, o sus fragmentos, conservasen claras huellas de los carnívoros.

No se han citado estas señales, ni se han detectado con seguridad en los numerosos restos sueltos fragmentados que se han estudiado en este trabajo, aunque se ha dudado en algunos casos.

Todos estos datos, con sus limitaciones, sugieren que los escelidoterios murieron, muchas veces, por vejez o enfermedad; y que sus cadáveres tardaron un cierto tiempo en ser enterrados por una sedimentación rápida, pero no inmediata, sin que la descomposición desconectase los huesos antes de su enterramiento. Por lo tanto, los depredadores habrían ejercido una débil presión sobre ellos en estos biotopos.

Es patente la necesidad de estudios tafonómicos con criterios actuales sobre los yacimientos de los escelidoterios. Esperemos que se realicen en un futuro próximo.

### 3º. HIPOTESIS SOBRE EL RÉGIMEN ALIMENTICIO

#### DE LOS ESCOLIDOTERIOS

Después de haber analizado los caracteres de los esclidoterios y del paleoecosistema en relación con su alimentación, se utilizan todas las conclusiones y observaciones realizadas para exponer, en un resumen ordenado, cómo se podían alimentar estos animales, de acuerdo, también, con todos los datos que conocemos sobre su biología.

1.- Se rechaza la posibilidad de que los esclidoterios fuesen carnívoros depredadores o carroñeros, malacófagos, mirmecófagos o insectívoros en general, y se les considera vegetarianos.

2.- Provistos de una dentición poco eficiente, se alimentaban preferentemente de partes blandas. Cuando éstas escaseaban, recurrían también a partes duras, con acusado desgaste de los dientes.

3.- Por la lentitud de sus movimientos, por su probable homeotermia imperfecta y, en general, por su poca actividad, sus necesidades alimenticias medias eran muy inferiores a las de los mamíferos activos actuales de tamaño similar.

4.- Durante la estación adversa, las necesidades alimenticias serían muy pequeñas, al sumarse una disminución de la actividad con un probable descenso de su temperatura corporal, más la movilización de las reservas.

Es probable que, durante este tiempo, entrasen frecuentemente en letargo ocasional, poco profundo.

5.- En el biotopo aluvial, deltaico y litoral, del que proceden la mayoría de los restos, su dieta podía ser bastante variada: brotes tiernos, frutos, hojas, plantas flotantes, órganos subterráneos jugosos.

6.- Con la mano, de largas uñas deprimidas, cavadora de terreno blando, buscarían y extraerían los órganos subterráneos, especialmente al escasear los órganos aéreos.

7.- La lengua captaría e introduciría en la boca la casi totalidad del alimento.

La lengua era un órgano prensor de precisión, con el que podían recoger, selectivamente, brotes de cañaverales, frutos, extremos tiernos



de las ramas, hojas; también los órganos subterráneos extraídos por las manos.

Los labios recogerían los vegetales flotantes pequeños.

8.- El arbolado era un importante factor regulador alimentario en su dieta.

Su talla, la facilidad para la postura erecta, la posibilidad de estirar el cuerpo asido por las uñas a los troncos, el alargamiento de la cabeza, la longitud de la lengua, les daban acceso a los órganos de los árboles, especialmente útiles en la estación adversa.

9.- Aprovecharían la abundancia de órganos vegetales tiernos en el ecosistema durante la estación favorable para acumular una importante cantidad de reservas, para superar luego la estación adversa con una corta dieta de mantenimiento, de vegetales más duros, preferentemente de hojas de árboles.

La eficacia de su gran aparato digestivo, y la más larga permanencia en él de los vegetales duros ingeridos, les permitiría aprovechar al máximo la fracción digestible.

10.- Es probable que habitasen preferentemente las áreas pantanosas del biotopo durante la estación favorable, y aprovecharen sobre todo la vegetación flotante y los brotes tiernos; cuando éstos empezasen a escasear, encontrarían frutos y hojas en la parte del biotopo provista de arbolado.

En suma, no se encuentra dificultad para la alimentación de los escelidoterios en el biotopo de llanuras aluviales, deltaicas y litorales, con arbolado y áreas pantanosas, del cual proceden la mayoría de los restos conocidos.

Por el contrario, no parece posible su alimentación en la Pampa Seca o Húmeda, y resulta difícil su alimentación en las zonas pantanosas sin arbolado.

## DEFENSA DE LOS ESCELIDOTERIOS

Se va a considerar la función biológica de la defensa en los escelidoterios. Se hará con brevedad, ya que, en los capítulos precedentes, se han precisado la mayoría de las características de los escelidoterios y de su medio ambiente que se relacionan con esta defensa.

Se hace una referencia a los depredadores de los escelidoterios, y se consideran luego las formas de defensa activa y pasiva de éstos.

### 1.- Depredadores de los escelidoterios.

El desarrollo evolutivo de los escelidoterios, en el Terciario tardío, coincide con el declive de los típicos carnívoros autóctonos suramericanos, los Borghiénidos. Estos depredadores, de talla modesta y poco veloces, ejercerían no obstante una cierta presión sobre los escelidoterios, más asequibles a ellos, por la lentitud de sus movimientos, que otros mamíferos menores, pero más rápidos. Esta presión iría disminuyendo al aumentar los escelidoterios su talla, hasta quedar asequibles sólo las crías o los adultos débiles por cualquier causa.

El único carnívoro autóctono poderoso, depredador adecuado de animales como los escelidoterios, es el *Thylacosmilus*.

Resulta difícil señalar la posible influencia de este depredador en el desarrollo de los escelidoterios, pero existe un dato importante: el último registro de *Thylacosmilus* se da en el Montehermosense, antes del gran desarrollo de los escelidoterios. Por lo tanto, no ha sido depredador de los escelidoterios cuando éstos alcanzaron sus formas típicas.

En la transición Terciario-Cuaternario se produce un importante hiato en la presencia de grandes depredadores en la llanura chaco-pampeana. Cánidos y Úrsidos se citan en el Uquiense, pero los potentes Félidos y, especialmente, *Smilodon*, no aparecen hasta el Ensenadense. De hecho, durante este período de falta de grandes carnívoros es cuando se produce el mayor desarrollo de los escelidoterios.

Además de *Smilodon*, el Jaguar y el Puma podrían ser depredadores de la mayoría de las formas durante el tiempo de mayor abundancia de los escelidoterios, pero no parece que hayan sido

abundantes. *Smilodon* se extingue al mismo tiempo que los escelidoterios, mientras persisten el Jaguar y el Puma.

Los Úrsidos no suelen ser depredadores estables de los herbívoros terrestres. Los Cánidos conocidos tampoco resultan depredadores normales de los escelidoterios. Sí podrían serlo los cánidos de manada, sumamente eficaces, pero éstos no se han citado en la llanura chaco-pampeana.

En el capítulo anterior se han interpretado los frecuentes hallazgos de esqueletos completos de escelidoterios como un probable signo de escasez de carroñeros y de depredadores.

## 2.- Defensa pasiva.

La defensa puede ser considerada activa y pasiva, aunque a veces esta división no resulte suficientemente clara, ya que suelen combinarse ambas formas.

El tamaño y la protección externa son los elementos más generales de la defensa pasiva. Cuando estos caracteres defensivos se desarrollan mucho, una especie puede ser vulnerable sólo a depredadores muy especializados, o a ninguno.

En los escelidoterios, la defensa pasiva debía ser muy eficaz, asegurada por su gran tamaño y por una piel muy resistente, aunque careciese de los nódulos óseos que presentan otros gravígrados.

Sin embargo, *Thylacosmilus* y, posteriormente, *Smilodon*, son posibles depredadores incluso para las formas de talla mayor. Quizás éste fuese el único depredador habitual de las formas mayores.

## 3.- Defensa activa.

Nada se puede precisar del posible mimetismo de los escelidoterios, pero este procedimiento defensivo tiene poca eficacia en los grandes mamíferos.

Algo semejante sucede con la ocultación: la más eficaz, la ocultación en madriguera, queda descartada para los escelidoterios. Frecuentemente, la ocultación se combina con la huida, como se indicará enseguida.

Por lo tanto, se va a considerar las dos formas más frecuentes de defensa activa, que son la huida y el ataque defensivo.

Hay dos formas de huida: la carrera, y buscar refugio. Es decir, correr más que el depredador, que abandonará la persecución una vez fallado el ataque; o desplazarse lo necesario para encontrar un refugio seguro, que haga desistir al depredador. Son variadas las formas de huida y las combinaciones entre ellas.

Respecto a los escelidoterios, más lentos que todos sus posibles depredadores, no cabe plantearse la carrera como forma de huir. Por eso se ha preferido titular este apartado "Buscar refugio", mejor que "Huida". Y, por la misma razón, hay que excluir de este "buscar refugio" las situaciones que requieran una carrera previa más o menos larga.

a) Buscar refugio.- Refugios muy comunes son las madrigueras y los árboles, que no son adecuados para los escelidoterios. En la llanura chaco-pampeana, el único refugio posible para ellos serían el agua y las zonas pantanosas.

En efecto, se ha señalado que son frecuentes los cursos de agua y zonas pantanosas en los biotopos deltaicos y litorales que habitaron los escelidoterios, y que éstos podían moverse bien en ellos.

Por el contrario, los grandes depredadores terrestres no se encuentran cómodos en terrenos resbaladizos o en el agua, ya que pierden parte de su eficacia: necesitan precisión en sus movimientos, tanto en el ataque por sorpresa como en el acoso o ataque continuado, y pierden esta precisión al fallarles el apoyo. Se puede constatar que los grandes felinos actuales sólo atacan en estos terrenos a presas pequeñas, sobre las que tienen gran superioridad.

Es decir, en estas circunstancias, disminuye la eficacia del ataque, mientras aumentan las posibilidades de defensa, bien sea por el mejor uso de los órganos defensivos, o porque el mayor tamaño de la presa y su mejor movilidad se convierten en cualidades agresivas: el depredador tiene que soltar su presa o zafarse de ella por el peligro de ahogarse. De todo ello existen múltiples ejemplos en los ecosistemas actuales.

Por lo tanto, parece probable que un gran felino desistiría pronto de su ataque a un escelidoterio, varias veces superior a él en peso, si éste se encontraba en terreno pantanoso o acuático.

Además, estos cambios en las condiciones del ataque y de la defensa son mucho mayores si se trata de herbívoros de manada. Ya se ha señalado que parece probable que los escelidoterios viviesen en

grupos lo suficientemente numerosos para disponer de algunas ventajas derivadas del reparto de funciones: vigilancia y defensa, en este caso.

Las consideraciones precedentes se han referido a la huida para encontrar refugio ante un ataque producido o inminente, pero se ha de considerar también el buscar refugio para prevenir un posible ataque. Así lo hacen muchos animales, que buscan los lugares más favorables para realizar otras funciones biológicas que requieren mayor tranquilidad: desde escoger el sitio diario para la rumia o digestión, hasta instalarse más tiempo en el lugar adecuado para la reproducción.

Sin entrar en el estudio de otras funciones biológicas, se puede decir, en relación con la defensa, que las abundantes zonas pantanosas de la llanura chaco-pampeana, sobre todo las áreas pantanosas incluidas en las formaciones deltaicas y litorales, parecen muy aptas para una estancia prolongada de los escelidoterios durante la estación favorable para la reproducción; en concreto, para el parto y la lactancia, período de mayor vulnerabilidad para las crías. La abundancia de vegetación flotante y brotes tiernos en esa época, y la instalación en lugar ventajoso para la defensa, debía permitir el crecimiento de las crías en las mejores condiciones.

b) Ataque defensivo.- En los escelidoterios, la defensa activa sería realizada sobre todo por la extremidad anterior.

Carentes de defensas dentarias, de cuernos, y de extremidades alargadas capaces de golpear contundentemente, poseen unas garras excepcionales en los dedos II y III. No son comprimidas, como en los Carnívoros, forma que las hace más aptas para el ataque. Son algo deprimidas, es decir, algo aplastadas en sentido dorsal-palmar, por lo que se refiere a la falange 3ª. Esta parte ósea de la garra soportaba la parte córnea, la uña propiamente dicha. No se nos ha conservado la uña de los escelidoterios, pero parece que esta uña era también deprimida.

Esta forma de la uña no favorece la acción cavadora, pero puede resultar igualmente eficaz en la acción defensiva. En efecto, si pensamos en la hoja de una navaja, podrá clavarse con el mismo esfuerzo en cualquier orientación de la hoja; pero si hay que desplazar la hoja una vez clavada, este desplazamiento se hará con la menor dificultad en la dirección del plano de la hoja y en el sentido del filo, y con la máxima dificultad en dirección perpendicular al plano de la hoja. En la acción defensiva de clavar la garra, no estorbaría el que ésta fuese deprimida; si

además hubiera que cortar y desgarrar, como hacen los Carnívoros, sería mucho más eficaz la garra comprimida.

Con esto, la acción defensiva principal consistiría en clavar la garra. La longitud de ésta permite alcanzar los órganos vitales del tórax y abdomen de los depredadores, aparte de la columna vertebral.

Sin embargo, la poca agilidad de los escelidoterios no les permitiría un ataque preciso a depredadores tan rápidos y móviles. Con mayor frecuencia, conseguirían clavar la garra sin alcanzar los órganos más importantes, pero ello sería suficiente para sujetar al depredador; en este caso, su mayor peso y su movilidad en terrenos pantanosos harían peligrar al depredador, que procuraría escapar.

Esta combinación de huida y ataque defensivo, unida a la notable defensa pasiva, parece suficiente para que un grupo de escelidoterios rechazase a sus depredadores.

En terreno seco, la situación era mucho más desfavorable para los escelidoterios. Nada se puede decir de su agresividad o timidez, o de su tendencia a agrupar la manada, ni tampoco de los hábitos de ataque de sus depredadores; pero, en principio, parecen bastante vulnerables a los grandes felinos en terreno seco y abierto.

Ésta es una razón más para atribuir a los escelidoterios un hábitat preferencial de dominio fluvial, con zonas pantanosas.

**CONCLUSIONES**

**CONTINUACIONES DE ESTE TRABAJO**

**BIBLIOGRAFIA**

## CONCLUSIONES

Las Partes 1ª, 2ª y 3ª de este trabajo, la mayoría de él, se han dedicado al estudio de la Anatomía Descriptiva y Funcional de la extremidad anterior de los escelidoterios: se han descrito sus piezas óseas y se han interpretado sus caracteres para deducir, primero, las características de los músculos y, posteriormente, las cualidades de los movimientos de la extremidad.

No es necesario hacer ahora unas "conclusiones" de estas tres Partes, que consistirían en presentar un resumen de las descripciones de la Parte 1ª, y reunir las deducciones de las Partes 2ª y 3ª, omitiendo la discusión de las mismas: sería una labor de más extensión que utilidad.

Sí resulta conveniente resaltar un criterio constantemente utilizado y confirmado en el desarrollo de estas tres Partes: la normalidad mammaliana de los escelidoterios, compatible con su singularidad como Xenartros, como Gravígrados, y como grupo propio. Una vez más, la Anatomía Comparada ha sido una norma segura para la interpretación de un grupo fósil.

En cuanto al estudio paleobiológico realizado en la 4ª Parte, se puede concretar ahora en una breve descripción de cuál podía ser el modo de vida de los escelidoterios. Así se hace a continuación, en una hipótesis global sobre su paleobiología que se expresa de forma directa, prescindiendo del diverso grado de probabilidad atribuido en el trabajo a cada una de sus proposiciones. Esto se hace en razón de la brevedad, pero de este modo sólo se expresa una hipótesis.

---

Los escelidoterios habitaron con preferencia las llanuras aluviales o deltaicas, con abundantes cursos de agua poco profundos y de corriente poco intensa. En estas llanuras existía arbolado no denso, alternando con zonas pantanosas. Fueron abundantes en la parte de la llanura chaco-pampeana con esas características.

Eran animales muy territoriales, que se desplazaban con lentitud sobre el suelo más o menos blando, en postura cuadrúpeda o bípeda. En la marcha cuadrúpeda apoyaban el acropodio de los dedos IV y V, con el zeugopodio no totalmente extendido y la mano en pronación incompleta, flexionadas las grandes uñas de los dedos II y III.



No eran buenos nadadores, pero se movían bien en el agua y, también, en terreno blando o fangoso; es decir, podían chapotear con eficacia.

Toda su actividad vital se desarrollaba a un ritmo lento. Tenían homeotermia imperfecta, unida a un bajo metabolismo basal, con otros caracteres fisiológicos que suelen ser propios de animales con esta regulación térmica, como son un ritmo cardíaco lento y la posibilidad de entrar en letargo imperfecto.

El aparato locomotor es acorde con este ritmo lento de vida: los músculos principales actúan con un largo brazo de palanca, que exige menos esfuerzo, a costa de que el movimiento sea más lento.

Como consecuencia del bajo metabolismo basal, de la lentitud de sus movimientos y del ahorro energético ocasional de un reposo en estado de sopor o letargo imperfecto, sus necesidades energéticas eran muy inferiores las de otros mamíferos activos de su tamaño.

Eran herbívoros, fitófagos más propiamente, con un enorme aparato digestivo, muy diferenciado, en el que se encontraba siempre una gran cantidad de alimento, que tardaba mucho en completar el recorrido por el tracto digestivo, y experimentaba en él una eficaz fermentación simbiótica. Estas adaptaciones, y sus bajas exigencias calóricas, les permitían ser vegetarianos a pesar de tener una dentición muy imperfecta.

Su dieta consistía principalmente en órganos vegetales tiernos, de los que existía suficiente variedad en su biotopo a lo largo del ciclo anual: brotes y hojas, frutos, órganos subterráneos y abundante vegetación flotante. Ocasionalmente consumirían también órganos más duros, pero no era posible su alimentación exclusiva de ellos, como gramíneas de pradera o rizomas.

La captación de estos alimentos la hacían con la lengua, muy larga y móvil, y, las plantas flotantes, con los grandes labios.

Su biotopo característico, la llanura chaco-pampeana, presentaba variaciones estacionales considerables, aunque no extremas, a las que eran muy sensibles por su tipo de homeotermia. Durante la estación adversa, que era la fría, escasean los vegetales tiernos, especialmente los brotes tiernos y plantas flotantes. Durante ella, el arbolado constituye un factor de regulación al prolongar la presencia de alimentos: frutos, al comienzo, y hojas, no demasiado duras.

Su gran talla, la posibilidad de erguirse y de extender la extremidad anterior, incluso agarrarse a los troncos para incorporarse más y para doblar las ramas, y su gran lengua, les daban acceso a los árboles hasta una altura considerable.

Por otra parte, podían excavar con facilidad en suelo blando o suelto en busca de órganos subterráneos de reserva, más blandos los bulbos y tubérculos, más duros las raíces y rizomas.

La dieta de hojas de árboles y órganos subterráneos es suficiente para sus bajas exigencias alimentarias durante la estación adversa, para la que habrían acumulado una cantidad importante de sustancias de reserva durante la estación favorable.

En este biotopo existían depredadores potentes, aunque no muy abundantes. El tamaño de los escelidoterios y su fuerte piel, como defensa pasiva, y la movilidad de la extremidad anterior, provista de grandes uñas capaces de alcanzar los órganos vitales, debía limitar sus depredadores a los grandes félidos; pero su poca movilidad, aumentada durante la estación fría por su homeotermia imperfecta, los hacía muy vulnerables en suelo duro o en un ataque por sorpresa.

Ahora bien, en suelo blando, en terreno pantanoso, y en el agua, se revolvían con facilidad, mientras que sus depredadores perdían precisión y potencia en muchos de sus movimientos, y tendrían dificultad en zafarse de un animal resistente, varias veces superior a él en peso. En estos terrenos no atacarían, o desistirían enseguida si fallaban el primer ataque.

En el biotopo aluvial y deltaico, en el que alternaban zonas pantanosas y zonas con arbolado, más secas, con abundantes cauces de débil corriente y escasa profundidad, podían atender bien sus necesidades biológicas. Ocuparían con preferencia las zonas pantanosas en la época de cría, ya que ofrecen un refugio seguro y gran cantidad de plantas flotantes, muy tiernas, en la estación favorable. Las zonas con arbolado, menos seguras, ofrecen más variedad de alimentos, para cuya adquisición estaban bien capacitados, además de proporcionarles sombra y ocultación.

Estas ventajas las perdían en las zonas pantanosas sin arbolado, en las que tendrían gran dificultad para superar la estación adversa. Su escasa movilidad, su pobre dentición y su vulnerabilidad, les hacía ineptos para vivir en las grandes llanuras de hierbas duras y suelo seco.

Llanuras aluviales o deltaicas, con cauces de agua y arbolado, existieron en casi toda Suramérica, incluso a elevada altura, en épocas de clima más cálido. Esto explicaría la amplia distribución de los escelidoterios en Suramérica.

## CONTINUACIONES DE ESTE TRABAJO

Cuando se expuso la concepción de este trabajo como un estudio paleobiológico de los escelidoterios, con las sucesivas ampliaciones a la anatomía descriptiva y a la anatomía funcional, y las limitaciones en el estudio de la extremidad anterior, quedó enmarcado este trabajo dentro de un estudio más amplio sobre los escelidoterios.

Este estudio deberá extenderse, en primer lugar, a la extremidad posterior, para completar el estudio del aparato locomotor; después, a la cabeza, cuello, tronco y cola, para completar el estudio del cuerpo de los escelidoterios en orden a su interpretación paleobiológica. En cuanto a otros conocimientos necesarios para una adecuada interpretación paleobiológica, como son los referentes a los ecosistemas en los que vivieron los escelidoterios, se han echado de menos repetidas veces, a lo largo de este trabajo, unos estudios más completos.

No es el objetivo de este apartado presentar un plan del estudio completo de la anatomía descriptiva y funcional de los escelidoterios, menos aún del estudio de los ecosistemas. Sólo el estudio de la extremidad posterior podría ser considerado como una continuación de este trabajo, si se sigue el método de descripción, deducción e interpretación que se ha empleado en él.

Por lo que se refiere al estudio de los escelidoterios, se va a señalar únicamente el modo de completar este trabajo en el sentido de mejorar algunos de los aspectos tratados en él, y de extenderlo a otros aspectos conectados con él, que no se han tratado por no considerarse imprescindibles para el estudio paleobiológico. A ello se refieren los apartados que siguen.

Por otra parte, el estudio morfofuncional realizado puede servir de punto de partida para una revisión del género *Scelidothorium* s. l., una vez completado con los estudios biométricos y estratigráficos necesarios.

Finalmente, es patente la posibilidad de extender el método de este trabajo al estudio de los demás Milodóntidos y Gravígrados.

---

## A) - DESCRIPCIÓN Y FIGURACIÓN

### 1º.- Descripción de todas las piezas.

Sobre el esquema ya establecido, y por referencia a la "Descripción Básica" realizada, completarla con la descripción singular de todas las piezas.

### 2º.- Dibujo con dioptrógrafo.

Cuando el dibujo se realiza en una posición bien determinada y con un dioptrógrafo de precisión conocida, puede ser utilizado para realizar sobre él nuevas medidas, sobre el plano del dibujo y fuera de él.

Se indican algunas cualidades de estos dibujos.

1.- La cualidad esencial del dibujo con dioptrógrafo, que es suprimir el error de paralaje, se complementa con el hecho de que el error producido en la representación de cada punto es constante, en valor absoluto y, por consiguiente, no son acumulables los errores parciales. Por ejemplo, si se dibuja la mano, con su mosaico carpal, se comete el mismo error en cada uno de los tres huesos sucesivos de una fila que en el conjunto de la mano. Este error no debe ser superior al grosor del trazo.

2.- En Osteometría, la "posición" de un hueso se suele determinar por el apoyo del hueso en un plano, es decir, por la situación de tres puntos del hueso, ya que tres puntos determinan un plano. Este plano coincide con el plano del dibujo con dioptrógrafo.

Si se escogen tres puntos determinados del contorno del hueso, por ejemplo, de un hueso aplanado, como la escápula, y se sitúa al hueso de modo que el plano de esos tres puntos sea el del dibujo, cualquier medida directa de la distancia de cada uno de esos puntos a cualquier punto del hueso visible en el dibujo, permite calcular el ángulo que forman esos dos puntos respecto al plano escogido, ya que la medida sobre el dibujo será la proyección ortogonal del segmento sobre el plano; es decir, su valor será el producto de la distancia real entre esos puntos por el coseno del ángulo con el plano.

Los dibujos así realizados son documentos valiosos, con cualidades, en parte, propias de un molde del hueso: son dibujos planos en los que se puede medir el relieve.

3.- En el mismo supuesto, los dibujos de las caras opuestas de los huesos, (dorsal y ventral, en el caso de la escápula), resultan enantiomorfos, superponibles por ser planos, lo cual permite una comparación precisa de ambas caras.

### 3°.- Fotografía.

Este aspecto es claramente mejorable: baste decir que todas las fotografías son originales, realizadas por el autor con cámaras de aficionado.

Por lo demás, este aspecto admite mejoras indefinidas cualitativa y cuantitativamente: completar todas las normas de los huesos, añadir otras orientaciones, detalles ampliados, etc.

## B) - ESTUDIO BIOMÉTRICO

### 1°.- Medidas.

- a) Completar las medidas de todas las piezas.
- b) Añadir muchas medidas angulares posibles.
- c) Añadir medidas de volumen.

### 2°.- Índices.

- a) Señalar los índices generalizados en los estudios sobre mamíferos.
- b) Añadir los índices convenientes para el estudio de los esclidoterios.

### 3°.- ~~Estudio estadístico biométrico.~~

Lo permite el número de piezas de esclidoterios existente en la Colección "Rodrigo Botet", y se ampliaría con otras piezas.

## C) - ESTUDIO ANATÓMICO

### 1°.- Sistema arterial.

La situación de algunas estructuras óseas orientadoras de la distribución arterial, la situación de las articulaciones y la disposición de los músculos, permiten reconstruir con suficiente aproximación el sistema

arterial de la extremidad anterior, aplicando los criterios de la Anatomía Comparada.

Se pueden citar, entre otras estructuras óseas orientativas: foramen coraco-escapular (paso de la arteria supraescapular, con impresiones de ramificación); canal de torsión del húmero (arteria humeral y nervio radial); foramen entepicondiliano (rama de la humeral y nervio mediano); espacio interóseo cúbito-radial; canales carpales.

## 2°.- Inervación.

Se puede reconstruir igualmente con aproximación, por su relación con los demás caracteres anatómicos conocidos.

## 3°.- Articulaciones: cápsulas y ligamentos articulares.

La constancia de los elementos articulares en los mamíferos, y el acusado relieve de los huesos de los escelidoterios, permiten llegar a una reconstrucción de los órganos articulares.

## 4°.- Reconstrucción de la musculatura.

Según el estudio realizado en la Parte 2ª, se puede representar, en varios dibujos, la disposición más probable de los músculos en la extremidad anterior. Los dibujos serían los usuales en los atlas de anatomía: generales y parciales en varias orientaciones, superficiales y profundos.

# D) ANATOMÍA FUNCIONAL

## 1°.- Amplitud de los movimientos.

1.- Se puede medir con mayor precisión el valor angular de los desplazamientos entre los distintos segmentos de la extremidad, y se pueden precisar estos valores para posiciones y movimientos determinados.

2.- Conociendo la longitud de los segmentos, y la longitud funcional de los mismos, se puede determinar el valor absoluto de los desplazamientos, causados por la contracción de los músculos.

Con este dato, se puede conocer el valor absoluto de la contracción de cada músculo participante, según su posición en la extremidad.

## 2º.- Potencia de los movimientos.

1.- La longitud del músculo en extensión es la distancia entre su origen y su inserción, medible con aceptable precisión, siempre teniendo en cuenta que no se trata de una distancia geométrica entre dos puntos, sino de una distancia fisiológica entre dos zonas de inserción que se aproximarán por la contracción. También hay que tener en cuenta que la contracción la realizará sólo la parte carnosa del músculo, pero afectará a toda la longitud del mismo.

2.- La sección del músculo también es determinable con la suficiente aproximación, a partir de la reconstrucción completa de la musculatura de la extremidad.

3.- Con la longitud y la sección, se puede deducir la potencia del músculo, es decir, la potencia absoluta de la contracción.

4.- Conocida la potencia de los músculos que intervienen en un movimiento, y el ángulo con que actúa cada uno de ellos, generalmente variable en las sucesivas posiciones del desplazamiento, se puede deducir la potencia con que se va realizando el movimiento.

## 3º.- Velocidad de los movimientos.

La velocidad del desplazamiento de cualquier parte de la extremidad en un movimiento de la misma, depende de la distancia que tenga que recorrer esa parte y de la potencia con que lo haga, supuesta la extremidad sin más resistencia que la derivada de su peso y posición, y de los de las demás partes del cuerpo.

Es difícil conseguir cierta precisión en este cálculo, que resulta, además, poco práctico, ya que los movimientos se realizan habitualmente con alguna resistencia añadida.

Sin embargo, la comparación con los animales actuales es una buena referencia para apreciar la rapidez o lentitud de los movimientos en las especies extinguidas.



## BIBLIOGRAFIA

- ABEL (O.), 1912. Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart.
- ALBERDI (M.T.), MENEGAZ (A.N.), PRADO (J.L.), y TONNI (E.P.), 1989: La Fauna local Quequén Salado-Indio Rico (Peistoceno tardío) de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Aspectos paleoambientales y bioestratigráficos. *Ameghiniana*, 25 (3): 225-236. Buenos Aires.
- AMEGHINO (F.), 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Act. Acad. Nac. Cienc. Córdoba*, 6: 32 + 1027; atlas 98 pl. Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_, 1906. Les formations sédimentaires du crétacé supérieur et du tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles del ancien continent. *An. Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires*, (ser. 3) 15 (8): 1-568. Buenos Aires.
- BAEZ (A.M.), 1976. El significado paleogeográfico y paleoecológico de los pípidos (Amphibia, Anura) fósiles de América del Sur. *Act. VI Congr. Geol. Arg.*, 1: 333-340.
- \_\_\_\_\_, y SCILLATO-YANE (G.J.), 1979. Late Cenozoic Environmental Changes in Temperate Argentina. In: *The South American Herpetofauna: its Origin, Evolution and Dispersal*. Duellman (W.E.) ed. *Mus. of Nat. Hist., The Univ. of Kansas, Monograph*. 7: 141-156.
- BARGO (S.), MENEGAZ (A.), PRADO (J.), SALEMME (M.), TAMBUSI (C.) y TONNI (E.), 1986. Mamíferos y Bioestratigrafía. Una nueva Fauna local de la Unidad mamífero Lujanense. *Ameghiniana*, 23 (3-4): 229-232. Buenos Aires.
- BERMAN (W.D.) y TONNI (E.P.), 1987. *Canis (Dusicyon) avus* Burmeister, 1864 (Carnivora, Canidae) en el Pleistoceno tardío y Holoceno de la provincia de Buenos Aires. Aspectos sistemáticos y bioestratigráficos relacionados. *Ameghiniana*, 24 (3-4): 245-250. Buenos Aires.
- BLAXTER (K.L.), 1964. Metabolismo energético de los Rumiantes. Ed. Acribia. Zaragoza.
- BOND (M.), 1986. Los ungulados fósiles de Argentina: evolución y paleoambientes. *IV Congr. Arg. Paleont. y Bioestr.*
- BONDESIO (P.), 1978. Nuevos restos de *Cardiatheriinae* (Rodentia, Hydrochoeridae) en el territorio argentino. Inferencias paleoambientales. Nota preliminar. *Ameghiniana*, 15 (1-2): 229-234. Buenos Aires.
- BORDAS (A.F.), 1935. Observaciones sobre los géneros *Scelidodon* Amegh. y *Proscelidodon* n. g. *Physis*, 11.

- BORRERO (L.A.), 1977. La extinción de la megafauna: su explicación por factores concurrentes. La situación en Patagonia Austral. *An. Inst. de Patagonia*, 8: 81-93. Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_, 1982. El poblamiento de la Patagonia Austral: revalorización de los cazadores de *Myloodon*. *Act. X Congr. Unión. Intern. Cienc. Prehist. y Protohist.*:450-485. México.
- \_\_\_\_\_, 1983. Los factores de extinción de la megafauna: la hipótesis de competencia interespecifica. *Arqueología Contemporánea*, 1 (1): 38-48. Buenos Aires.
- BOSCÁ (E.), 1917. Colección paleontológica J. Rodrigo Botet (donada a Valencia). Restos pertenecientes al género *Scelidotherium* Owen. *Act. Congr. de Sevilla de la Asoc. Esp. para el Progr. de las Cienc.*: 35-51. Madrid.
- \_\_\_\_\_, 1921. Catálogo abreviado de la colección paleontológica sudamericana existente en Valencia. *Real Soc. Esp. de Hist. Nat.*, tomo del 50º aniv., 550-555. Madrid.
- BLAINVILLE (H.M. Ducrotay de). 1839-64. *Ostéographie*, 7 vol. + 7 atlas. París.
- BOULE (M.) y THEVENIN (A.), 1920. *Mammifères fossiles de Tarija*. París.
- BRYANT (H.N.) y SEYMOUR (K.L.), 1990. Observations and Comments on the Reliability of Muscle Reconstruction in Fossil Vertebrates. *Journal of Morphology*, 206: 109-117.
- BURMEISTER (H.), 1866-67. Fauna Argentina. Mamíferos fósiles. *An. Mus. Públ. Buenos Aires*, 1.
- \_\_\_\_\_, 1873. Studien an *Megatherium americanum*. *Arch. Anat. Phys. Wiss. Med.*
- \_\_\_\_\_, 1879. Description physique de la République Argentine, t. III. Animaux Vertébrés, 1 partie, Mammifères vivants et éteints, 1 vol. Buenos Aires y París.
- \_\_\_\_\_, 1881. Bericht uber ein Skelet von *Scelidotherium leptcephalum*. *Monatsber. k. Akad. Wiss. Berlin*, Bd. 46.
- \_\_\_\_\_, 1886. Idem., Atlas, sect. 2, livr. 3, Osteologie der Gravigraden.
- CABRERA (A.), 1926. Sobre la alimentación del megaterio. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 26: 388-391. Madrid.
- \_\_\_\_\_, 1929. Sobre la estructura de la mano y del pie en el megaterio. *An. Soc. Cient. Argent.*, 107: 425-443. Buenos Aires.
- CASAMIQUELA (R.), 1974. El bipedalismo de los megaterioideos. Estudio de pisadas fósiles en la Formación Río Negro típica. *Ameghiniana*, 11 (3): 249-282, 14 lám. Buenos Aires.

- CAVIGLIA (S.E.), YACOBACCIO (H.D.) y BORRERO (L.A.), 1986. Las Buitreras: Convivencia del Hombre con Fauna Extinta en Patagonia Meridional. *New evidence for Pleistocene Peopling of the Americas*. (Ed. Alan Bryan). Univ. of Main.: 295-313.
- CIONE (A.L.), 1978. Aportes paleoictiológicos al conocimiento de la evolución de las paleotemperaturas en el área austral de América del Sur durante el Cenozoico. Aspectos zoogeográficos y ecológicos conexos. *Ameghiniana*, 15 (1-2): 183-208. Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_, 1986. Los peces continentales del Cenozoico de Argentina. Significación paleoambiental y paleobiogeográfica. *IV Congr. Arg. Paleont. y Bioestr.* 2: 101-106. Mendoza.
- CUVIER (G.), 1796. Note sur le squelette d'une très grande espèce de quadrupède..... *Mag. Encycl.*, nº 3, t. I, (2 année).
- \_\_\_\_\_, 1834-36. Recherches sur les ossements fossiles..... (4 éd.). París.
- D'ANTONI (H.L.), 1980. Los últimos 30.000 años en el sur de Mendoza. *Act. III Coloq. Paleob. Palinol.*: 83-108. México.
- \_\_\_\_\_, 1983. Pollen analysis of Gruta del Indio. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, Rabassa (J.) ed. Vol. 1: 83-104. Rotterdam.
- DECHASEAUX (C.), 1962. Encéfalos de Notoungulados y de Desdentados Xenartros fósiles. *Ameghiniana*, 2 (11). Buenos Aires.
- DOYERE (L.), 1840. Mémoire sur les Tardigrades. *Ann. Sci. Nat.*, ser.2, 14: 296-361. París.
- FIDALGO (F.), COLADO (U.) y DE FRANCESCO (F.O.), 1973. Sobre ingresiones marinas en los partidos de Castelli, Chascomús y Magdalena (provincia de Buenos Aires). *Act. V Congr. Geol. Argentina*, 3: 227-240.
- \_\_\_\_\_, DE FRANCESCO (F.O.) y PASCUAL (R.), 1975. Geología Superficial de la Llanura Bonaerense. In : Geología de la Provincia de Buenos Aires. *Relatorio del VI Congr. Geol. Arg.*: 103-138.
- \_\_\_\_\_, FIGINI (A.), GOMEZ (G.), CARBONARI (J.) y HUARTE (R.), 1981. Dataciones radiocarbónicas en las Formaciones Las Escobas y Destacamento Río Salado, provincia de Buenos Aires. *Act. VIII Congr. Geol. Arg.*, 4: 45-46.
- \_\_\_\_\_, MEO GUZMAN (L.), POLITIS (G.), SALEMME (M.) y TONNI (E.), 1986. Investigaciones arqueológicas en el Sitio 2 de Arroyo Seco ( Partido de Tres Arroyos - provincia de Buenos Aires, República Argentina). *New evidence for Pleistocene Peopling of the Americas*. (Ed. Alan Bryan). Univ. of Main.: 221-270.

- \_\_\_\_\_ y TONNI (E.P.), 1978. Aspectos paleoclimáticos del Pleistoceno tardío - Reciente en la provincia de Buenos Aires. *II Reun. Ing. Cuat. Bonaerense, CIC, res.*: 21-28. Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_, 1981. Sedimentos eólicos del Pleistoceno tardío y Reciente en el área interserrana bonaerense. *Actas VIII Cong. Geol. Arg.*, 3: 33-39.
- \_\_\_\_\_, 1983. Geología y Paleontología de los sedimentos encauzados del Pleistoceno tardío y Holoceno en Punta Hermengo y Arroyo Las Brusquitas (Partidos de General Alvarado y General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires). *Ameghiniana*, 20 (3-4): 281-296. Buenos Aires.
- FLOWER (W.H.), 1882. On the mutual affinities of the animals composing the Order Edentata. *Proc. Zool. Soc. London*, 1882: 358-367. London.
- GARRIGA (J.), 1796. Descripción del esqueleto de un cuadrúpedo muy corpulento y raro. Madrid.
- GASPARD (M.), 1968. Éléments de Myologie Fonctionnelle. *Traité de Zoologie* (Dir. P-P. Grassé), XVI, 2: 78-228. París.
- GASPARINI (Z.N.), DE LA FUENTE (M.) Y DONADIO (O.), 1986. Los reptiles cenozoicos de la Argentina: implicancias paleoambientales y evolución biogeográfica. *IV Congr. Arg. Paleont. y Bioestr.*
- GERVAIS (H.) y AMEGHINO (F.), 1880. *Les mammifères fossiles de l'Amérique méridionale*. París y Buenos Aires.
- GERVAIS (P.), 1855. Recherches sur les Mammifères fossiles de l'Amérique méridionale. *Zool. Exp. Castelnau*. París.
- \_\_\_\_\_, 1873. Recherches sur les Edentés Tardigrades. *Jour. Zool.*, 2: 463-469.
- \_\_\_\_\_, 1877. Remarques ostéologiques au sujet des pieds des Edentés. *Journ. Zool.*, t. VI.
- GILL (Th.), 1910. Classification of the edentates. *Science*, 32 (810): 56. New York.
- GRASSÉ (P-P.), 1955. *Traité de Zoologie* (Dir. P-P. Grassé), XVII, 2. París.
- \_\_\_\_\_, 1980. *Zoología*, t. 4. Barcelona.
- HAUMAN (L.), BURKART (A.), PARODI (L.R.) y CABRERA (A.L.), 1947. La vegetación de la Argentina. Buenos Aires.
- HAUTHAL (R.), ROTH (S.) y LEHMANN-NITSCHKE (R.), 1899. El Mamífero misterioso de la Patagonia *Grypotherium domesticum*. *Rev. Mus. La Plata*, t. IX: πππππ. La Plata.
- HOFFSTETTER (R.), 1954a. Phylogénie des Edentés Xénarthres. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, ser.2, 26 (3): 433-438. París.
- \_\_\_\_\_, 1954b. Les mammifères fossiles de l'Amérique du Sud et la biogéographie. *Rev. Gén. Sci.*, 51 (11-12): 348-378.

- \_\_\_\_\_, 1954c. Les Gravigrades (Edentés, Xénarthres) des cavernes de Lagoa Santa (Minas Gerais, Brésil). *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 16: 741-764. París.
- \_\_\_\_\_, 1956. Caractères ancestraux et Phylogénie des Edentés Xénarthres. *Coll. Intern. C.N.R.S., LX, Problèmes actuels de la Paléontologie*: 87-99. París.
- \_\_\_\_\_, 1958. Edentés Xénarthres. *Traité de Paléontologie* (Dir. J.Piveteau), VI, 2: 535-636. París.
- \_\_\_\_\_, 1959. Rôles respectifs de Bru, Cuvier et Garriga dans les premières études concernant *Megatherium*. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 31 (6): 536-545. París.
- \_\_\_\_\_, 1969. Remarques sur la phylogénie et la classification des Edentés Xénarthres (Mammifères) actuels et fossiles. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, ser.2, 41 (1): 91-103. París.
- \_\_\_\_\_, 1970a. Vertebrados cenozoicos de Colombia. *Act. IV Congr. Latinoam. de Zool.*, 2: 931-954. Caracas.
- \_\_\_\_\_, 1970b. Vertebrados cenozoicos del Ecuador. *Act. IV Congr. Latinoam. de Zool.*, 2: 955-969. Caracas.
- \_\_\_\_\_, 1970c. Vertebrados cenozoicos y mamíferos cretácicos del Perú. *Act. IV Congr. Latinoam. de Zool.*, 2: 970-983. Caracas.
- \_\_\_\_\_, 1981. Historia biogeográfica de los mamíferos terrestres sudamericanos: problemas y enseñanzas. *Acta Geologica Hispanica*, 16 (1-2): 71-88.
- \_\_\_\_\_, 1982. Les Edentés Xenarthres, un groupe singulier de la faune neotropicale. *Proc. First Int. Meet. "Paleontology, Essential of Historical Geology"*, Gallitelli (E.M.) ed.: 385-443.
- HUÉ (E.), 1907. Étude de la Faune Quaternaire. *Ostéometrie des Mammifères*. 50 p. + 186 lám. París.
- IRIONDO (M.H.), 1980. El Cuaternario de Entre Ríos. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral*, 11: 125-141. Santo Tomé, Santa Fe.
- \_\_\_\_\_, 1987. Geomorfología y Cuaternario de la Provincia Santa Fe. *D'Orbignyana*, 4: 1-54. Corrientes (Argentina).
- \_\_\_\_\_, 1989. Quaternary lakes of Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 70: 81-88. Amsterdam.
- KRAGLIEVICH (L.), 1923. Descripción comparada de los cráneos de "Scelidodon Rohti" Amegh. y "Scelidotherium Parodii" n. sp.... *An. Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires*, t. XXXII, 1925 (tirada aparte en 1923).
- KYOU-JOUFFROY (F.), 1971. Musculature des Membres. *Traité de Zoologie* (Dir. P-P. Grassé), XVI, 3: 1-475. París.

- \_\_\_\_ y LESERTISSEUR (J.), 1968. Système Musculaire. Généralités. *Traité de Zoologie* (Dir. P-P. Grassé), XVI, 2: 1-77. París.
- LANE (E.H.), 1910. A corrected classification of the Edentates. *Science*, 31 (806): 913-914. New York.
- LEHMANN-NITSCHKE (R.), 1902. Die Gleichzeitigkeit der sudpatagonischen Hohlenbewohner mit dem *Grypothorium*..... *Arch. Anthr. Braunschweig*, Bd. 27.
- LESSERTISSEUR (J.) y SABAN (R.), 1967. Généralités sur le Squelette. *Traité de Zoologie* (Dir. P-P. Grassé), XVI, 1: 334-404. París.
- \_\_\_\_, 1967. Squelette Appendiculaire. *Traité de Zoologie* (Dir. P-P. Grassé), XVI, 1: 709-1078. París.
- LYDEKKER (R.), 1886. Description of three species of *Scelidothorium*. *Proc. Zool. Soc. London*.
- \_\_\_\_, 1894. Contributions to a knowledge of the fossil vertebrates of Argentina, Pt. 2: The extinct Edentates of Argentina. *An. Mus. La Plata*, t. III, *Paleontología Argentina*, pt. 3.
- LUND (P.W.), 1837. Om Hurler i Kalksteen i det Indre af Brasilien....*K. Dansk. Vid. Selsk. Nat. Math. Afh.* (4), 6. (Tirada aparte 1836-37).
- \_\_\_\_, 1841-46. Blik paa Brasiliens Dyreverden for sidste Jordomvæltning. *Ibid.*, (4), 8, 9, 11, 12. (Tirada aparte 1839-45).
- MARSHALL (L.G.), 1982. Calibration of the Age of Mammals in South America. *Phylogénie et Paléobiogéographie*. Geobios, mém. spéc. 6: 427-437, 1 fig. Lyon.
- \_\_\_\_, BERTA (A.), HOFFSTETTER (R.), PASCUAL (R.), REIG (O.), BOMBIN (O.) y MONES (A.), 1984. Mammals and Stratigraphy: Geochronology of the Continental Mammal-Bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata*, (mém. extr.): 1-76. Montpellier.
- \_\_\_\_, HOFFSTETTER (R.) y PASCUAL (R.), 1983. Mammals and Stratigraphy: Geochronology of the Continental Mammal-Bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata*, (mém. extr.): 1-93. Montpellier.
- \_\_\_\_ y PASCUAL (R.), 1978. Una escala temporal radiométrica preliminar de las Edades-mamífero del Cenozoico medio y tardío sudamericano. *Obra del Cent. del Mus. de La Plata*, V: 11-28. La Plata.
- \_\_\_\_, PASCUAL (R.), DRAKE (R.E.) y CURTIS (G.H.), 1977. South American continental geochronology. *Science*, 195: 1325-1328.
- MARTEL (M.) y AGUIRRE (E.), coll. alii. 1964. Catálogo-Inventario de la Colección Paleontológica J. Rodrigo Botet de Mamíferos Fósiles Suramericanos del Museo Paleontológico Municipal de Valencia. *Publ. Arch. Munic. de Val.*, 2: 19 + 89, lám. 119. Valencia.

- MARTIN (P.S.), 1984. Catastrophic Extinctions and Late Pleistocene Blitzkrieg: Two Radiocarbon Test. *Extinctions*, Nitecki (M.H.) ed. The Univ. of Chic. Press. Chicago.
- y KLEIN (R.D.) eds., 1984. *Quaternary Extinctions. A Prehistoric Revolution*. The Univ. of Arizona Press. Tucson.
- MONES (A.), 1986. Palaeovertebrata sudamericana. Catálogo sistemático de los vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I. Lista preliminar y Bibliografía. *III Jorn. Arg. Paleont. Vert.*: 16. Buenos Aires.
- MOORE (D.M.), 1978. Post-Glacial Vegetation in the South Patagonian Territory of the Giant Ground Sloth *Myodon*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 77: 177-202.
- MORROS SARDÁ (J.), 1961. Elementos de Fisiología (8ª ed., 2 t.). Barcelona.
- ORTEGA (E.), 1967. Descripción de los restos de un *Scelidotheriinae* (Edentata, Mylodontidae) de Edad Huayqueriense. Algunas consideraciones en torno a la filogenia de los *Scelidotheriinae*. *Ameghiniana*, 5 (3): 109-120. Buenos Aires.
- ORTIZ JAUREGUIZAR (E.), 1986. Evolución de las Comunidades de mamíferos cenozoicos sudamericanos: Un estudio basado en técnicas de análisis multivariado. *Act. IV Congr. Arg. de Paleont. y Bioestrat.*, 2, 191-208. Mendoza.
- OWEN (R.), 1840. The zoology of the voyage of H. M. S. Beagle, 1832-36. Pt. 1: Fossil Mammalia. London.
- , 1842. Description of the skeleton of an extinct gigantic sloth, *Myodon robustus*, Owen. p. 176, pl. 24. London.
- , 1857. On the Scelidotheres.... *Phil. Trans. Roy. Soc.* vol. 147, pt. 1.
- OWEN-SMITH (R.N.), 1988. Megaherbivores. The influence of very large body size on ecology. Camb. Univ. Press. Cambridge.
- PASCUAL (R.), 1965a. Los Toxodontidae (Toxodonta, Notoungulata) de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno inferior) de la Provincia de Buenos Aires. Consideraciones geológicas. *Ameghiniana*, 2: 61-71. Buenos Aires.
- , 1965b. Un nuevo Condylarthra (Mammalia) de Edad Casamayorensis de Paso de los Indios (Chubut, Argentina). Breves consideraciones sobre la Edad Casamayorensis. *Ameghiniana*, 4 (2): 57-65. Buenos Aires.
- , 1970. Evolución de comunidades, cambios faunísticos e integraciones biocenóticas de los vertebrados cenozoicos de Argentina. *Act. IV Congr. Latinoam. de Zool., Secc. Paleont. y Filogenia*, 2: 991-1088. Caracas.
- , 1984. La sucesión de las Edades-mamífero, de los climas y del diastrofismo sudamericanos durante el Cenozoico: fenómenos

- concurrentes. *Act. Acad. Nac. Cienc. Exact. Fís. Nat.*, 36: 15-37. Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_, 1985. Los mamíferos pleistocénicos de Argentina: antecedentes y breve historia. *Sapiens*, 5: 1-13. Chivilcoy (Argentina).
- \_\_\_\_\_, 1986. Evolución de los vertebrados cenozoicos: sumario de los principales hitos. *Act. IV Congr. Arg. de Paleont. y Bioestrat.*, 2: 209-218. Mendoza.
- \_\_\_\_\_ y BOND (M.), 1986. ( $\pi$  Ms  $\pi$ ) Evolución de los marsupiales cenozoicos de Argentina. *IV Congr. Paleont. y Bioestr.*
- \_\_\_\_\_, BOND (M.) y VUCETICH (M.G.), 1981. El Subgrupo Santa Bárbara (Grupo Salta) y sus vertebrados. Cronología, paleoambientes y paleobiogeografía. *Act. VIII Congr. Geol. Arg.*, 3: 743-758. Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_ y BONDESIO (P.), 1982. Un roedor *Cardiatheriinae* (*Hydrochoeridae*) de la Edad Huayqueriense (Mioceno tardío) de la Pampa. Sumario de los ambientes terrestres de la Argentina durante el Mioceno. *Ameghiniana*, 19 (1-2): 19-35. Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_ y FIDALGO (F.), 1972. The Problem of the Plio-Pleistocene Boundary in Argentina (South America). *International Colloquium on the problem "The Boundary between Neogene and Quaternary"* : 205-262. Moscú.
- \_\_\_\_\_ y ODREMAN RIVAS (O.E.), 1971. La evolución de las Comunidades de los Vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana*, 8 (3-4): 372-412.
- \_\_\_\_\_, 1973. Las unidades portadoras de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con los fenómenos diastróficos. *Act. V Congr. Geol. Arg.* 3: 293-338.
- \_\_\_\_\_, ORTEGA HINOJOSA (E.J.), GONDAR (D.) y TONNI (E.), 1965. Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *An. Com. Invest. Cient. Buenos Aires*, VI: 165-193. La Plata.
- \_\_\_\_\_, VUCETICH (M.G.), SCILLATO-YANE (G.J.) y BOND (M.), 1985. Main Pathways of Mammalian Diversification in South America. *The Great American Biotic Interchange*. Stehli (F.G.) y Webbs. (S.D.) eds. *Series Topics in Geobiology*, 4: 219-241. New York and London.
- PATTERSON (B.) y PASCUAL (R.), 1968. Evolution of mammals on southern continents. V. The fossil mammal fauna of South America. *Quart. Rev. Biol.*, 43: 409-451.



- \_\_\_\_\_, 1972. The Fossil Mammal Fauna of South America. *Evolution, Mammals and Southern Continents*. Erk (F.C.) y Glass (B.) eds.: 247-309. New York.
- PAULA COUTO (C.), 1979. *Tratado de Paleomastozoología*. Acad. Brasileira de Cienc. 590 pp. Rio de Janeiro.
- PAUWELS (F.), 1965. *Gesammelte Abhandlungen zur funktionellen Anatomie des Bewegungsapparates*. Berlin-Heidelberg.
- PICTET (F.J.), 1884. *Traité élémentaire de Paléontologie*. Ginebra.
- POLITIS (G.G.), 1984. Climatic variations during Historical times in eastern Buenos Aires Pampas, Argentina. *Quat. of South America & Antarctic Pen.*, 2, art. 9: 153-162.
- \_\_\_\_\_, 1989. ¿Quién mató al megaterio?. *Ciencia Hoy*, 1 (2): 26-35.
- \_\_\_\_\_, TONNI (E.P.) y FIDALGO (F.), 1983. Cambios corológicos de algunos mamíferos en la Provincia de Buenos Aires durante el Holoceno. *Ameghiniana*, 20 (1-2): 72-80. Buenos Aires.
- PRADO (J.L.) y BARGO (M.S.), 1989. Análisis de la dinámica de las faunas de mamíferos en el Cenozoico tardío de la Región Pampeana. *VI Jorn. Arg. de Paleont. de Vert.*. San Juan.
- \_\_\_\_\_, GOIN (F.) y TONNI (E.P.), 1985. *Lestodelphys halli* (Mammalia, Didelphidae) en sedimentos holocenos del SE bonaerense. Consideraciones morfológicas y paleoambientales. *II Jorn. Arg. de Paleont. de Vert.*, resúmenes: 16. San Miguel de Tucumán.
- \_\_\_\_\_, MENEGAZ (A.), TONNI (E.) y SALEMME (M.), 1988. Los mamíferos de la Fauna Local Paso Otero (Pleistoceno tardío), Provincia de Buenos Aires. Aspectos paleoambientales y bioestratigráficos. *Ameghiniana*, 24 (3-4): 217-233. Buenos Aires.
- REIG (O.A.), 1962. Las integraciones cenogenéticas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del Sur. *Ameghiniana*, 2 (8): 131-140. Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_, 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Publ. Mus. Munic. Cienc. Nat. "L. Scaglia": Monographiae Naturae*, 1:1-62. Mar del Plata.
- RINGUELET (R.), 1957. Restos de probables restos de Nemátodos en el estiércol del edentado extinguido *Myiodon listai* (Ameghino). *Ameghiniana*, 1 (1-2): 15-16. Buenos Aires.
- ROMERO (E.J.) y FERNANDEZ (C.A.), 1982. Palinología de paleosuelos del Cuaternario en los alrededores de Lobería (prov. de Buenos Aires, República Argentina). *Ameghiniana*, 18 (3-4): 273-285. Buenos Aires.

- ROYO (J.), 1929. Sobre biología del megaterio. *Extracto de las "Conferencias y reseñas científicas" de la R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 4: 31-35. Madrid.
- RUSCONI (C.), 1938. Sobre ejemplares juveniles del género *Scelidotherium*. *An. Soc. Cient. Arg.*, t. 126.
- SALEMME (M.D.), 1983. Distribución de algunas especies de mamíferos en el noreste de la provincia de Buenos Aires durante el Holoceno. *Ameghiniana*, 20 (1-2): 81-94. Buenos Aires.
- SANIELEVICI (H.), 1926. La vie des mammifères et des hommes fossiles déchiffrée à l'aide de l'anatomie et de la physiologie comparées de l'appareil masticateur. *Bull. Soc. Roum. des Sc.* Bucarest.
- SAVAGE (D.E.), 1962. Cenozoic Geochronology of the fossil mammals of the Western Hemisphere. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat. "B. Rivadavia"*, Cienc. Zool. 8 (4): 53-67. Buenos Aires.
- SCILLATO-YANÉ (G.), 1975. Presencia de *Macroeuphractus retusus* (Xenarthra, Dasypodidae) en el Plioceno del Area Mesopotamia (Argentina). Su importancia bioestratigráfica y paleobiogeográfica. *Ameghiniana*, 12 (4): 322-328, 1 lám., 1 mapa. Buenos Aires.
- , 1976. Sobre algunos restos de *Mylodon(?) listai* (Edentata, Tardigrada) procedentes de la cueva Las Buitreras, Prov. de Santa Cruz. *Relac. de la Soc. Arg. de Antropología*, 10: 309-312. Buenos Aires.
- , 1977a. Octomyodontinae: nueva Subfamilia de Mylodontidae (Edentata, Tardigrada). Descripción del cráneo y mandíbula de *Octomyodon robertoscagliai* n. sp., procedentes de la formación Arroyo Chasicó (Edad Chasiquiense, Plioceno temprano) del sur de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. Algunas consideraciones filogenéticas y sistemáticas sobre los Mylodontoidea. *Public. Mus. Munic. Cienc. Nat. "L. Scaglia"*, 2 (5): 123-140. Mar del Plata.
- , 1977b. Nuevo Megalonychidae (Edentata, Tardigrada) de Edad Chasiquiense (Plioceno temprano) del sur de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). Su importancia filogenética, bioestratigráfica y paleobiogeográfica. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral*, 8: 45-54. Santo Tomé, Santa Fe.
- , 1978. Algunas consideraciones sobre los Gliptodontidae (Mammalia, Edentata) del Pleistoceno de la Provincia de Buenos Aires. Su importancia paleoambiental y bioestratigráfica. *II Reun. Inform. del Cuat. Bonaerense*, Trenque Lauquen: 71-74.
- , 1981. Nuevo Mylodontinae (Edentata, Tardigrada) del "Mesopotamiense" (Mioceno tardío-Plioceno) de la Provincia de Entre Ríos. *Ameghiniana*, 18 (1-2): 29-34. Buenos Aires.

- \_\_\_\_\_, 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). *IV Congr. Arg. de Paleont. y Estrat.*, 2: 151-156.
- SCOTT (W.B.), 1913. A history of Land Mammals in the western hemisphere. (2ª ed., rev., 1937). New York.
- SIMPSON (G.G.), 1945. The principles of classification and a classification of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 85: 16 + 350. New York.
- \_\_\_\_\_, 1950. History of the fauna of Latin America. *Am. Sci.* 38: 261-389.
- \_\_\_\_\_, 1980. Splendid Isolation: The Curious History of South American Mammals. *Yale Univ. Press.*, 266 p. New Haven.
- SOUTEYRAND-BOULENGER (J.D.), 1971. *Arthrologie. Traité de Zoologie* (Dir. P-P. Grassé), XVI,3: 837-1157. París.
- TESTUT (L.), 1912. *Tratado de Anatomía Humana* (6ª ed., 4 t.). Barcelona.
- TONNI (E.P.), 1985a. Mamíferos del Holoceno del Partido de Lobería, Provincia de Buenos Aires. Aspectos paleoambientales y bioestratigráficos del Holoceno del Sector Oriental de Tandilia Interserrana. *Ameghiniana*, 22 (3-4): 282-288. Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_, 1985b. The Quaternary climate in the Buenos Aires Province through the mammals. *1ª Acta Geocriogenica*, 3: 114-122.
- \_\_\_\_\_, BARGO (S.) y PRADO (J.), 1989. Los cambios ambientales en el Pleistoceno tardío y Holoceno del sudeste de la Provincia de Buenos Aires a través de una secuencia de mamíferos. *Ameghiniana*, 25 (2): 99-110. Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_, 1978. Consideraciones sobre los cambios climáticos durante el Pleistoceno tardío-Reciente en la Provincia de Buenos Aires. Aspectos ecológicos y zoogeográficos relacionados. *Ameghiniana*, 15 (1-2): 235-253. Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_, 1982. Geología y Paleontología de los sedimentos del Pleistoceno en el área de Punta Hermengo (Miramar, prov. de Buenos Aires, Rep. Argentina): aspectos paleoclimáticos. *Ameghiniana*, 19 (1-2): 79-108. Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_, y LAZA (J.H.), 1980. Las aves de la Fauna local Paso de Otero (Pleistoceno tardío) de la Provincia de Buenos Aires. Su significación ecológica, climática y zoogeográfica. *Ameghiniana*, 17 (4): 313-322. Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_, y POLITIS (G.G.), 1980. La distribución del guanaco (Mammalia, Camelidae) en la Provincia de Buenos Aires durante el Pleistoceno tardío y Holoceno. Los factores climáticos como causas de su retracción. *Ameghiniana*, 17 (1): 53-66. Buenos Aires.

- \_\_\_\_\_, 1981. Un gran cánido del Holoceno de la provincia de Buenos Aires y el registro prehispánico de *Canis* (*Canis familiaris*) en las áreas Pampeana y Patagónica. *Ameghiniana*, 18 (3-4): 251-265. Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_ y MEO GUZMAN (L.M.), 1982. La presencia de *Megatherium* en un sitio arqueológico de la Pampa bonaerense (República Argentina). Su relación con la problemática de las extinciones pleistocénicas. *Act. VII Congr. Nac. Arqueol.* (Colonia, Uruguay) : 146-150.
- \_\_\_\_\_, PRADO (J.L.), MENEGAZ (A.N.) y SALEMME (M.C.), 1985. La Unidad-mamífero (Fauna) Lujanense. Proyección de la estratigrafía mammaliana al Cuaternario de la Región Pampeana. *Ameghiniana*, 22 (3-4): 255-261. Buenos Aires.
- UBILLA (M.), 1985. Mamíferos fósiles, geocronología y paleoecología de la Formación Sopas (Pleistoceno sup.) de Uruguay. *Ameghiniana*, 22 (3-4): 185-196. Buenos Aires.
- URQUIOLA DE DE CARLI (M.J.) y ARAMAYO (S.A.), 1967. Descripción del cráneo y mandíbula de un nuevo ejemplar de *Scelidotherium* sp. *Ameghiniana*, 4, 2: 65-89. Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_, 1980. Observaciones comparativas de la región malar en cráneos de edentados fósiles y actuales. *Act. II Congr. Arg. Paleont. y Bioestr. y I Congr. Latinoamer. Paleont.* (Buenos Aires, 1978). Buenos Aires.
- VUCETICH (M.G.), 1986. Historia de los roedores y primates en la argentina: su aporte al conocimiento de los cambios ambientales durante el Cenozoico. *IV Congr. Arg. Paleontol. y Bioestr.*
- WEBB (S.D.), 1978. A history of savanna vertebrates in the New World. Part II: South America and the Great American Interchange. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 9: 393-426.
- \_\_\_\_\_ y MARSHALL (L.G.), 1982. Historical Biogeography of recent South American Land Mammals. *Sp. Publ. Pymatunning Lab. of Ecol.* 6: 39-52.

# LAMINAS

LÁMINAS - ÍNDICE

Lám. I.- Esqueleto completo, lateral izquierdo.....	498
Lám. II.- Extremidad anterior izquierda, lateral.....	501
Lám. III.- Mano y antebrazo izquierdo, lateral-dorsal.....	503
Lám. IV.- Clavícula + escápula axilar.....	505
Lám. V.- Escápula dorsal y ventral.....	507
Lám. VI.- Húmero anterior y posterior.....	509
Lám. VII.- Húmero interna y externa, proximal y distal.....	511
Lám. VIII.- Cúbito interna y anterior.....	513
Lám. IX.- Cúbito externa y posterior.....	515
Lám. X.- Radio anterior y posterior.....	517
Lám. XI.- Radio externa, interna, proximal y distal.....	519
Lám. XII.- Mano dorsal y palmar. Mano dorso-lateral.....	521
Lám. XIII.- Mano proximal. Dedo I.....	523
Lám. XIV.- Escafoides y semilunar.....	525
Lám. XV.- Piramidal y trapezoides.....	527
Lám. XVI.- Grande y ganchudo.....	529
Lám. XVII.- Metacarpianos II y III.....	531
Lám. XVIII.- Metacarpianos IV y V.....	533
Lám. XIX.- Falange 1ª, dedos II y III.....	535
Lám. XX.- Falange 2ª, dedos II y III.....	537
Lám. XXI.- Falange 3ª, dedos II y III.....	539

Lámina I

*Scelidotherium carlesi* Boscá.

Esqueleto completo, lateral-anterior.

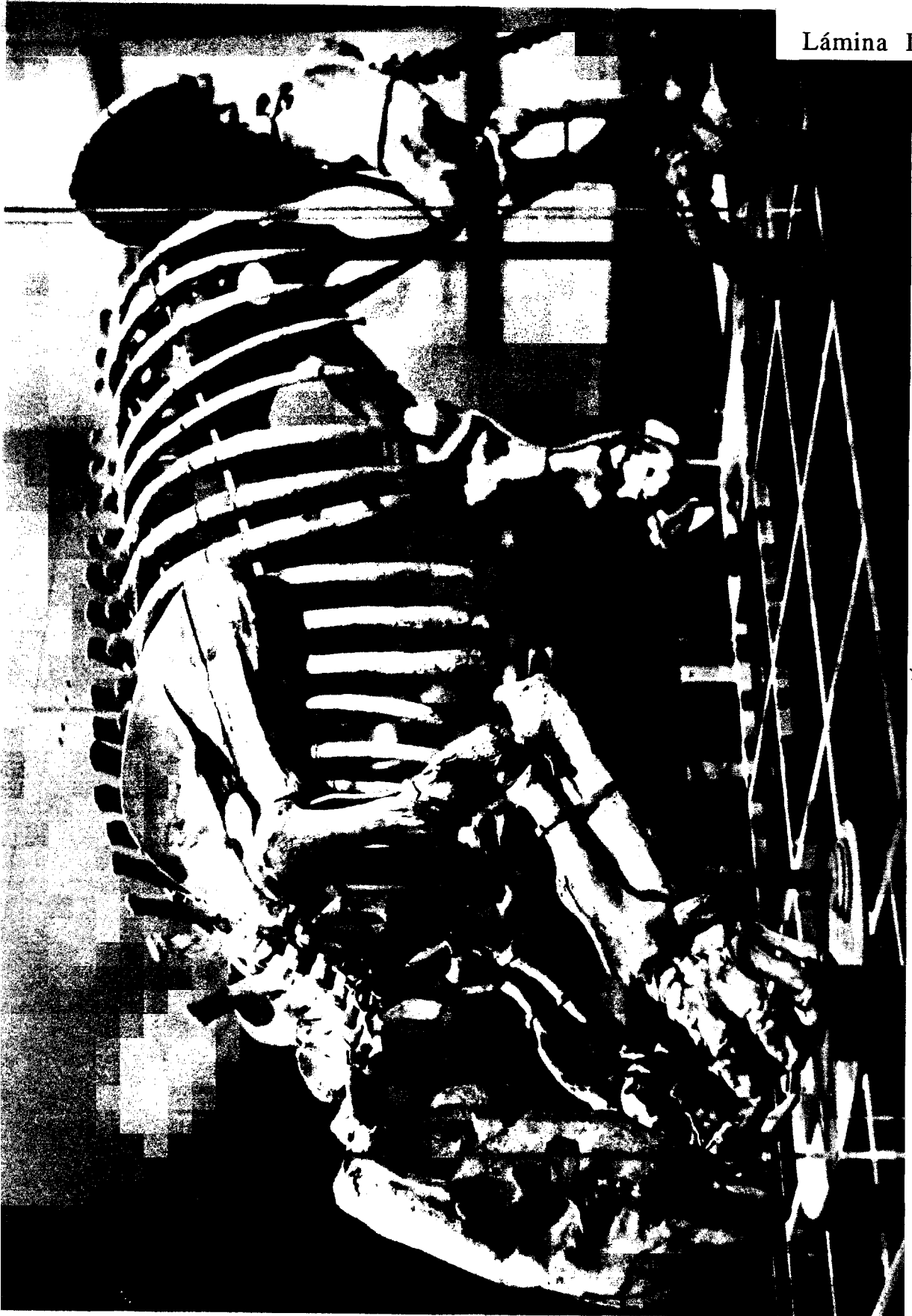




Lámina II.

*Scelidothorium carlesi* Bosca.

Extremidad anterior, izquierda, lateral-anterior.

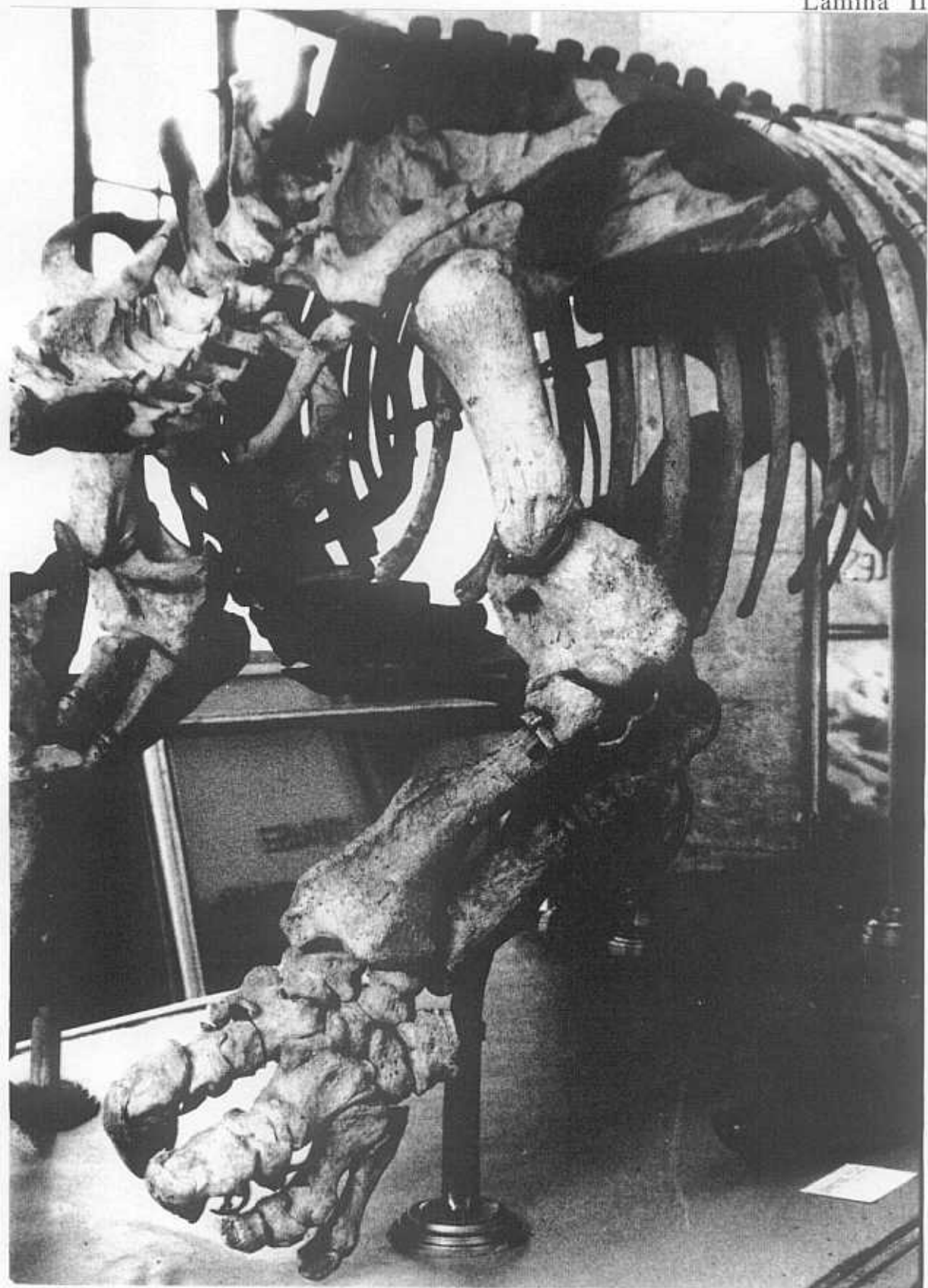
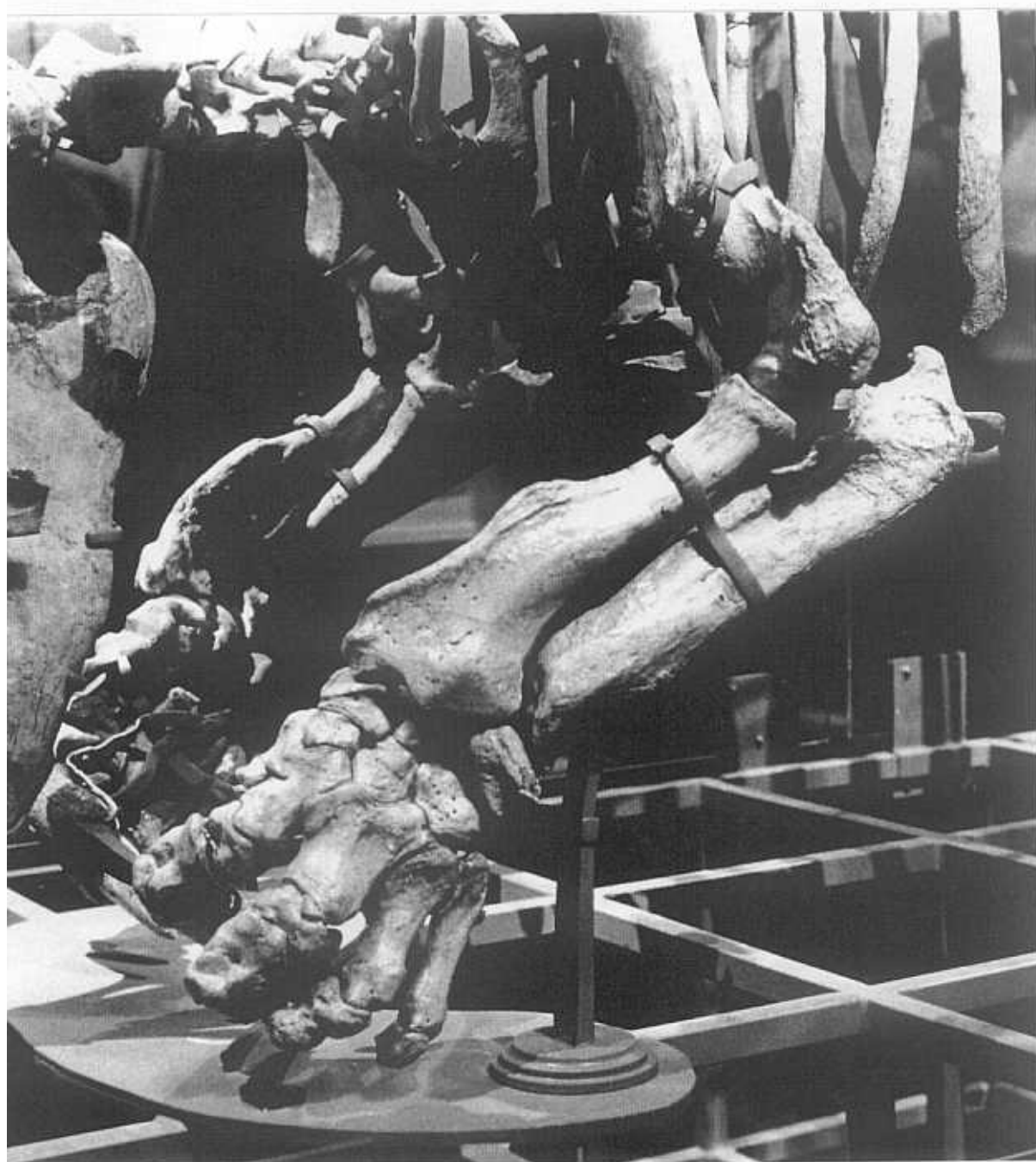


Lámina III.

*Scelidothorium carlesi* Boscá.

Mano y antebrazo izquierdo, lateral-anterior.



x 1/4

Lámina IV

Clavícula, 483, dcha. Normas anterior

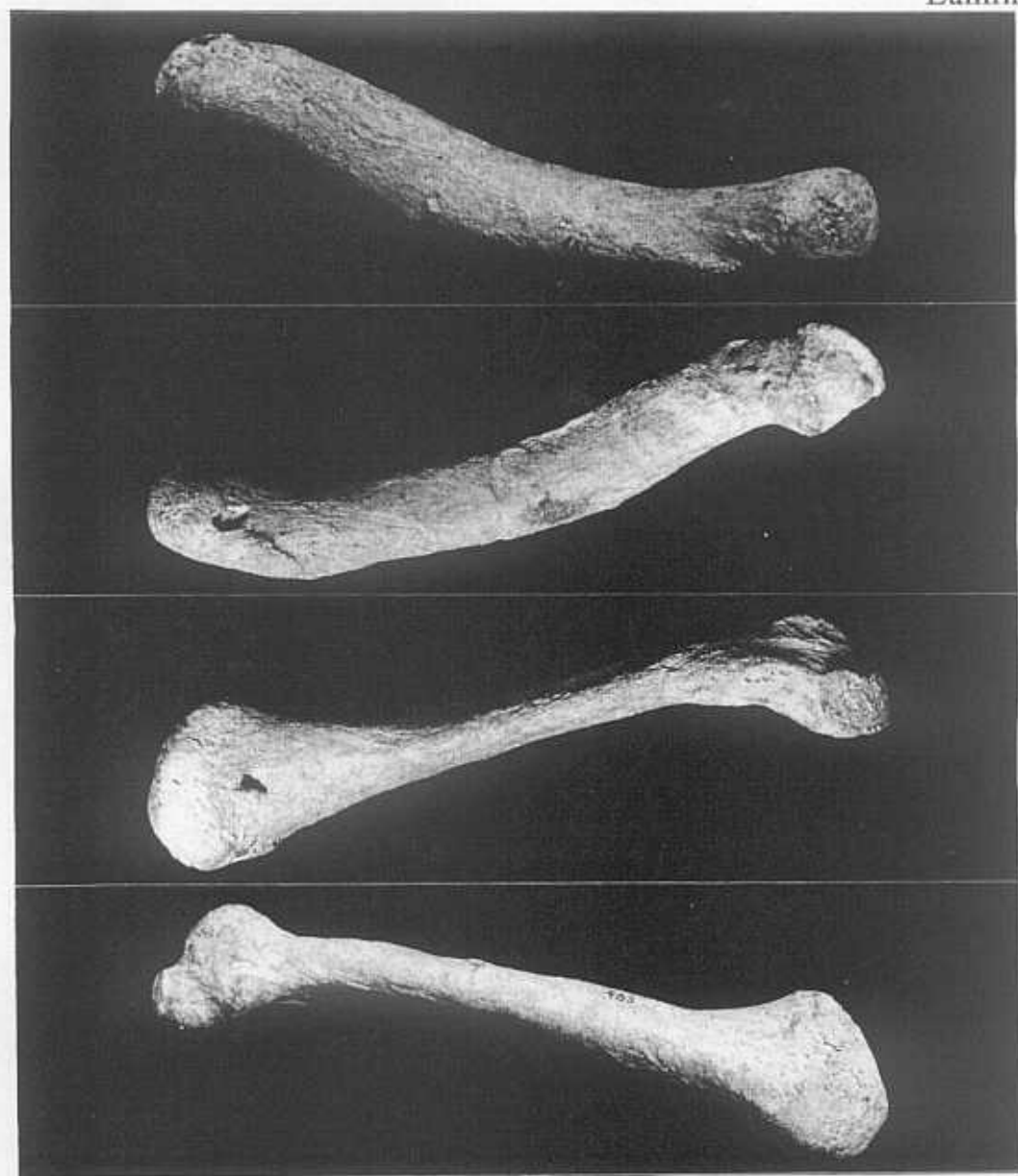
posterior

superior

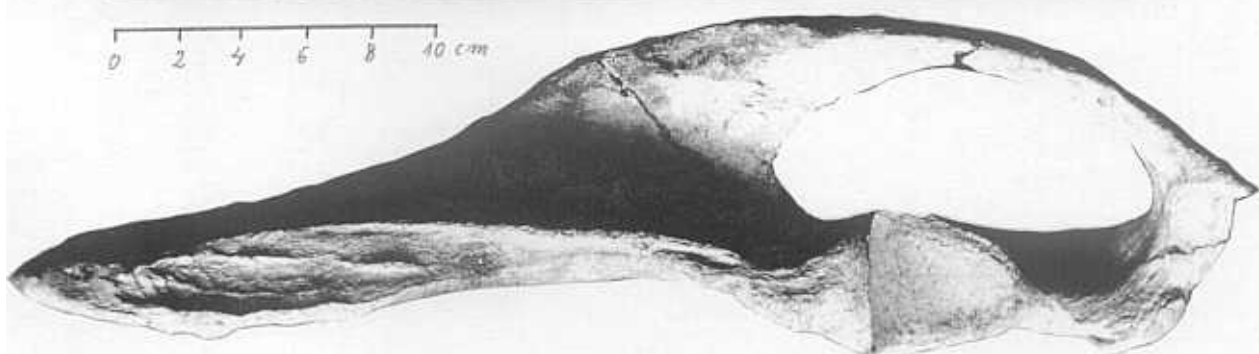
inferior

---

Escápula, 759, dcha. Norma axilar



0 2 4 6 8 10 cm



0 5 10 15 20 cm

Lámina VEscápula, 759, dcha.

Cara dorsal

Cara ventral

Lamina V





Lámina VI

Húmero, 726, izq.

Cara anterior

Cara posterior

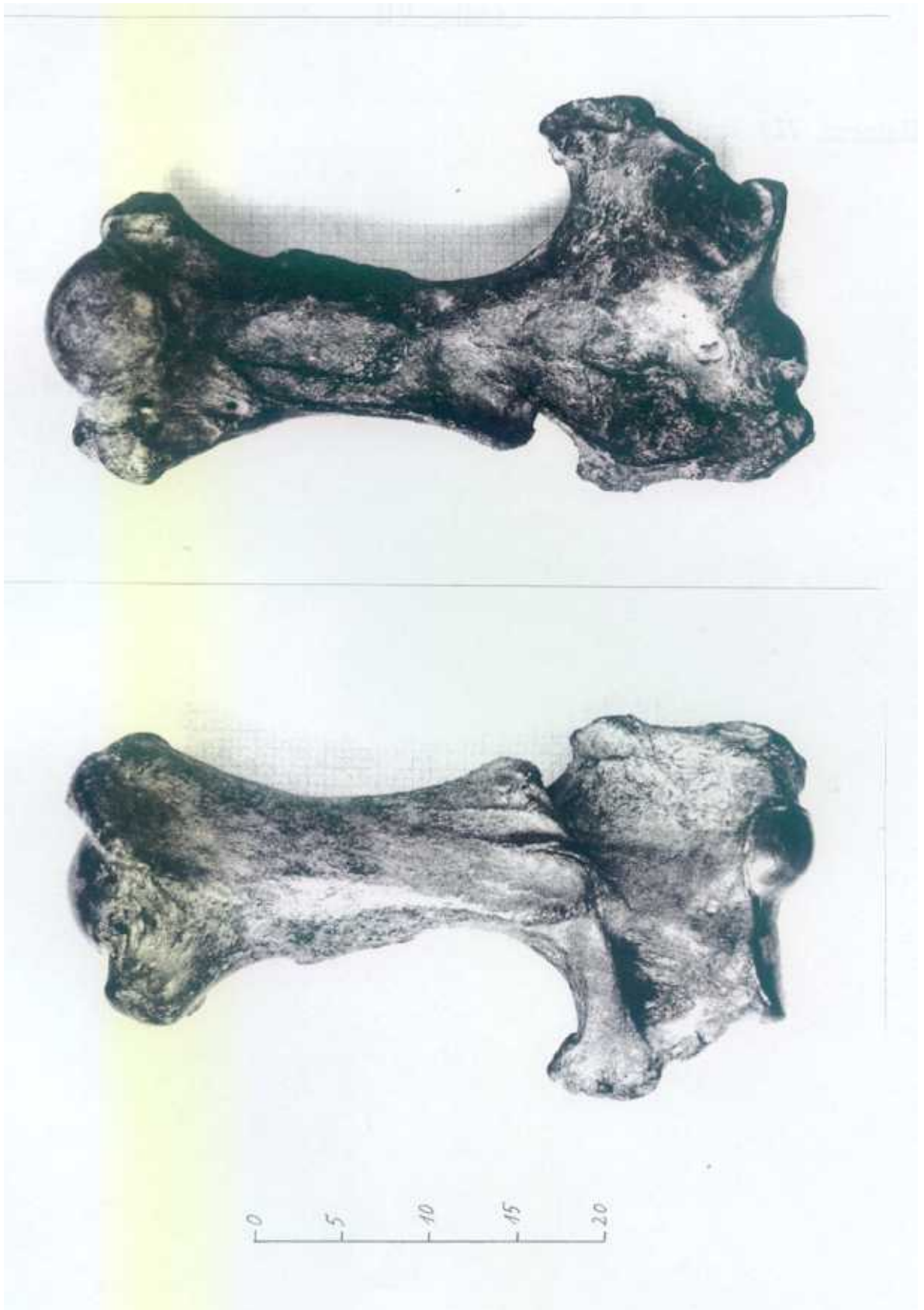


Lámina VIIHúmero, 726, izq.

Borde interno

Borde externo.

Norma proximal

Norma distal

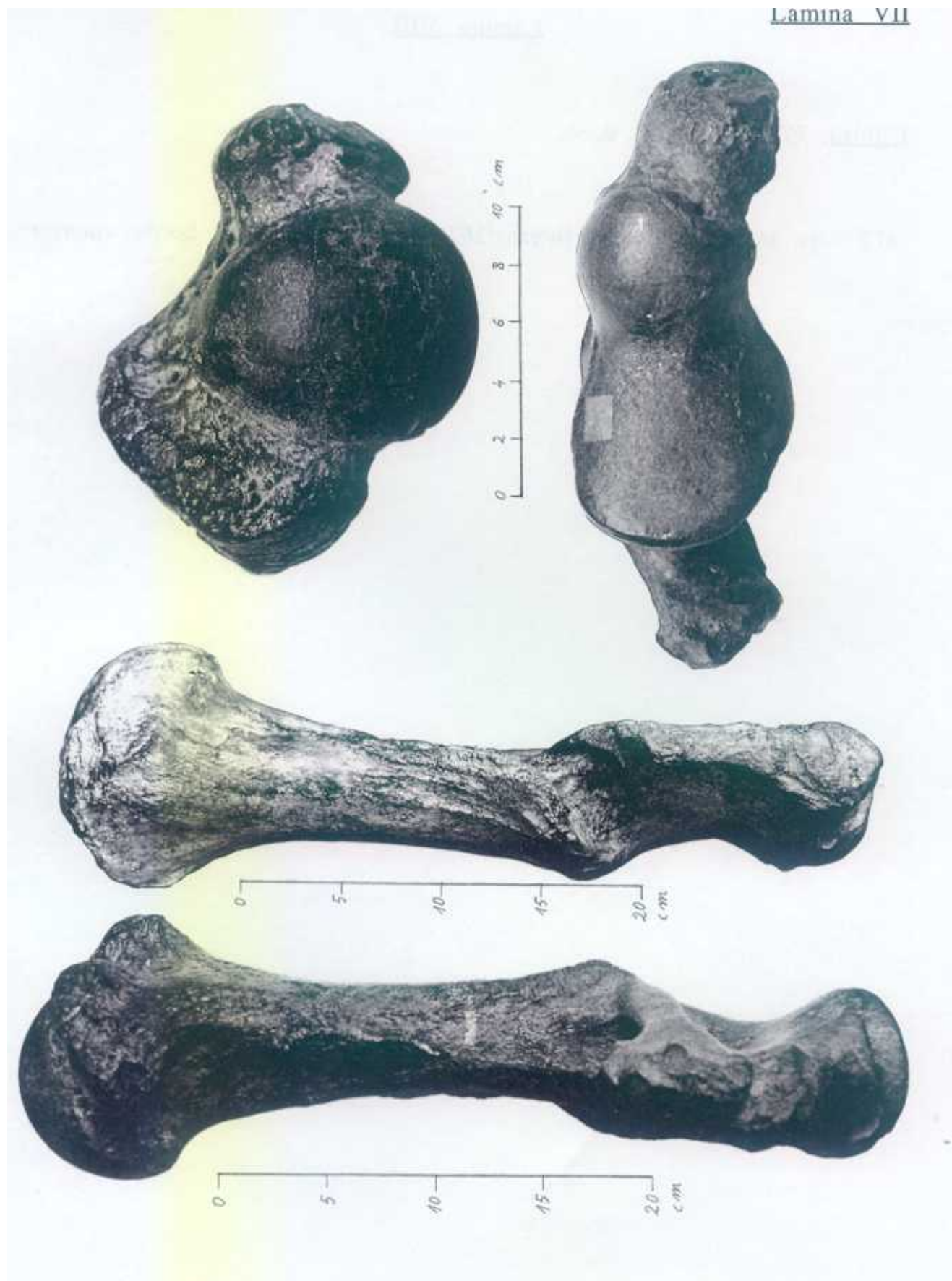


Lámina VIII

Cúbito, 567, izq., y 413, dcho.

413 cara interna | 567 cara interna | 567 borde anterior | 413 borde anterior

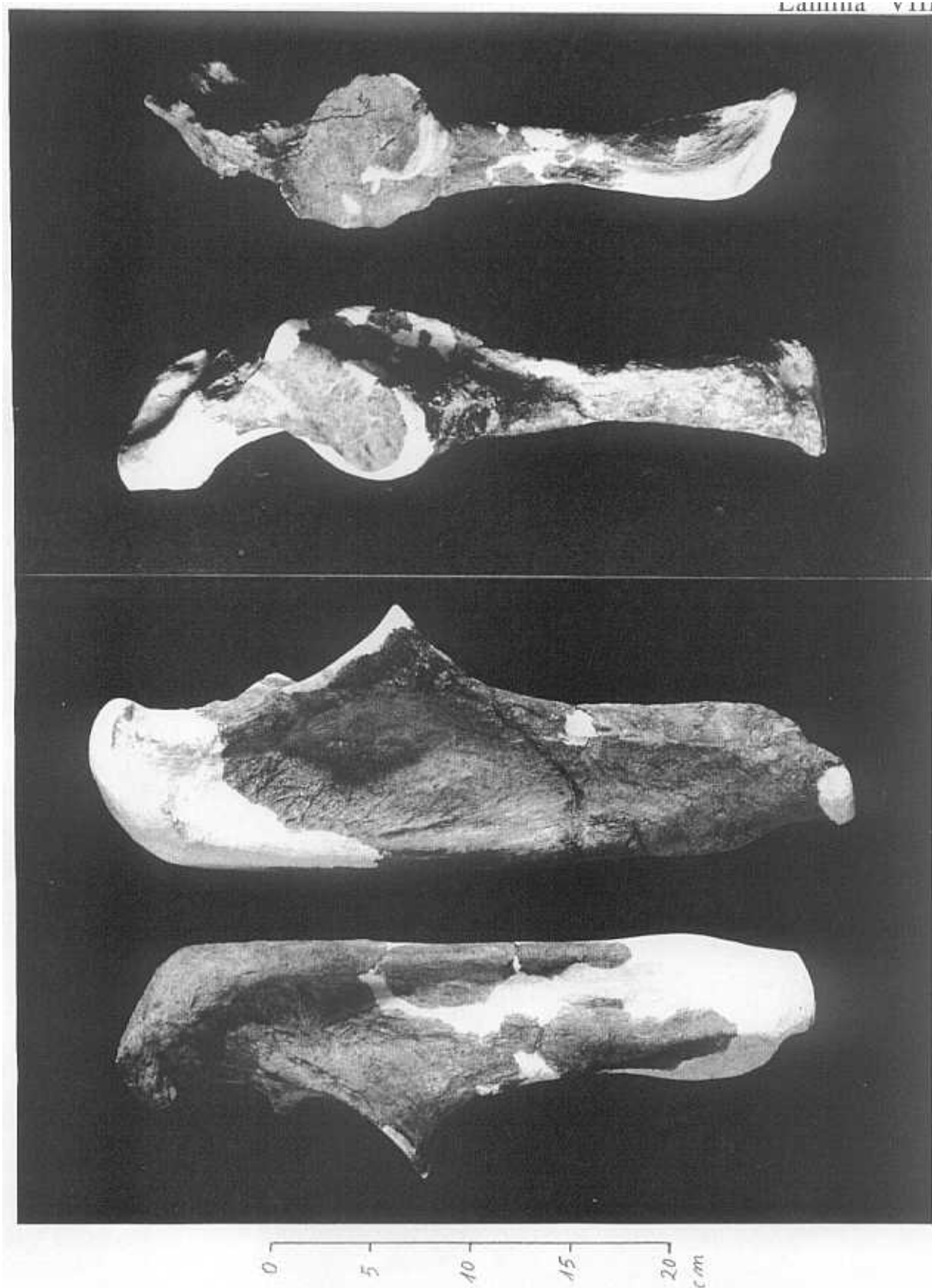


Lámina IX

Cúbito, 567, izq., y 413, dcho.

567 cara externa | 413 cara externa | 567 borde post. | 413 borde post.



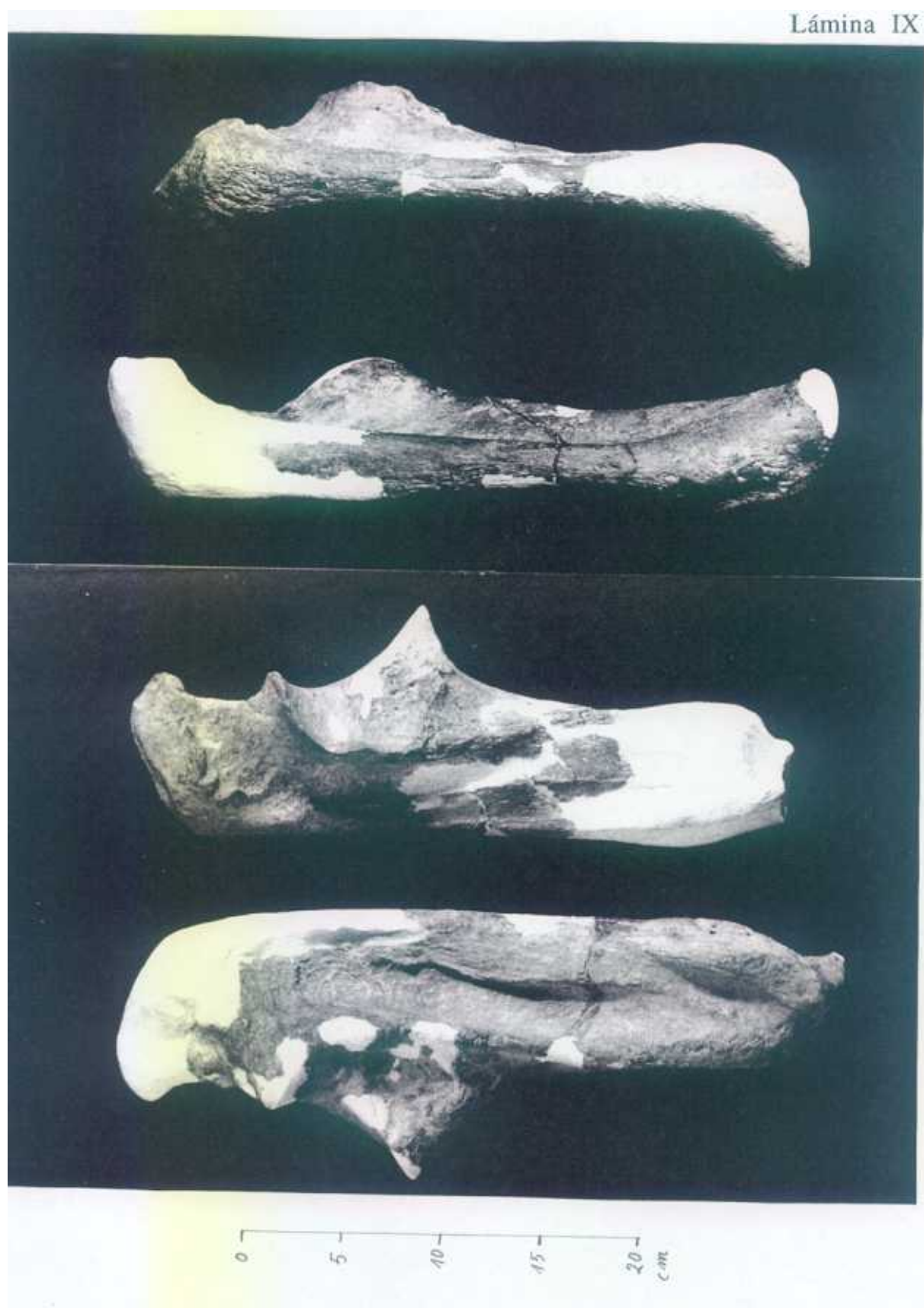




Lámina X

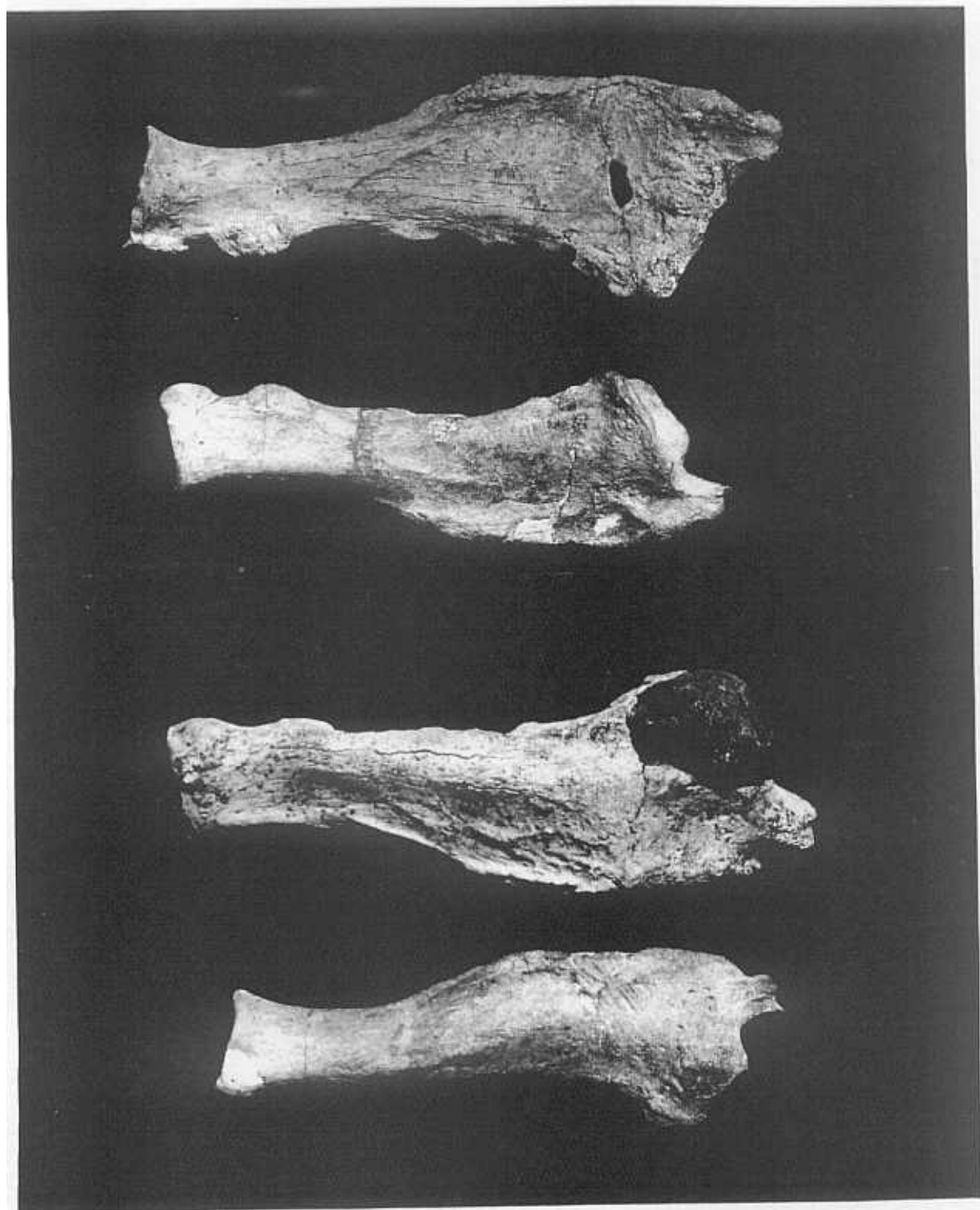
Radio, 414, dcho., y 568, izq.

414 cara ant.

568 cara ant.

414 cara post.

568 cara post.



0 5 10 15 20 cm

Lámina XI

Radio, 414, dcho., y 568, izq.

414 borde int. | 568 borde int. | 568 cara ext. | 414 cara ext. | 414 proximal

414 distal

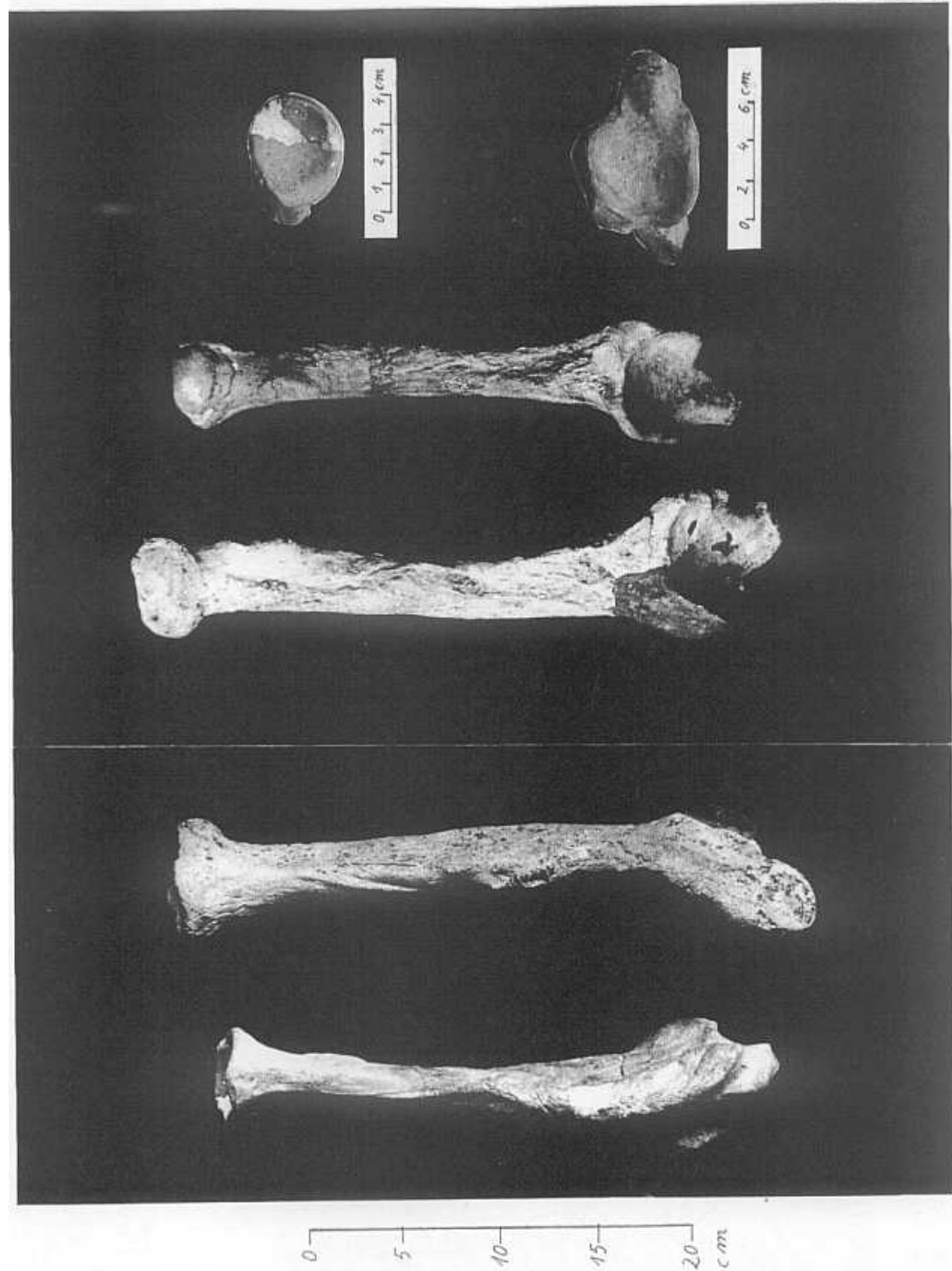


Lámina XII

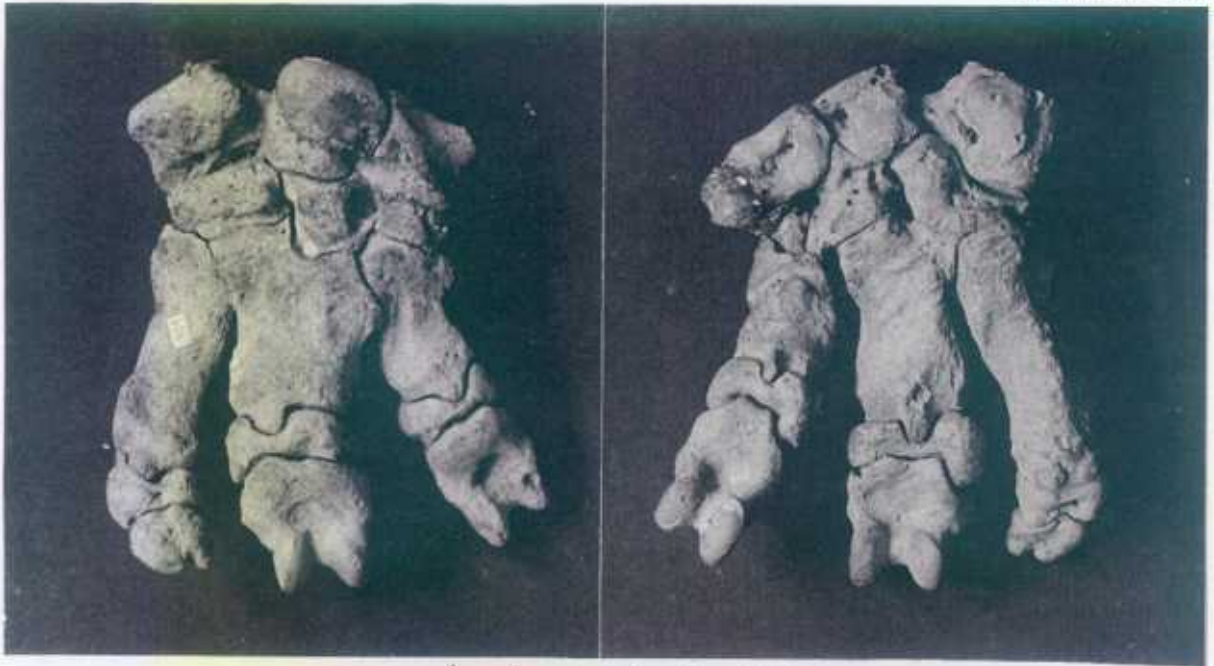
Mano, 755, dcha.

Cara dorsal

Cara palmar

*Scelidodon tarijensis*

Mano izq.



0 2 4 6 8 10 cm



x 1/25

Lámina XIII.

Mano, 740, proximal

*Scelidodon**capellinii*, dedo I, izq.

≈dorsal

*Scelidothorium**carlesi*, dedo I, izq.

≈dorsal



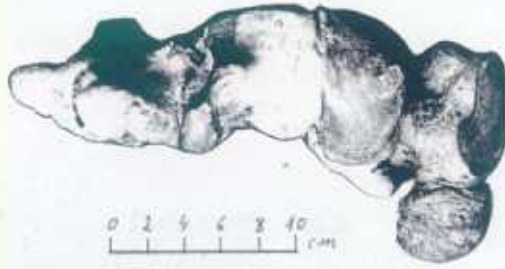
 $\times 0'9$  $\times 1/2$



Lámina XIVEscafoides, 520 a, dcho.

cara dorsal

cara proximal

cara radial

cara palmar

cara distal

cara cubital

Semilunar, 539, dcho.

cara dorsal

cara proximal

cara radial

cara palmar

cara distal

cara cubital

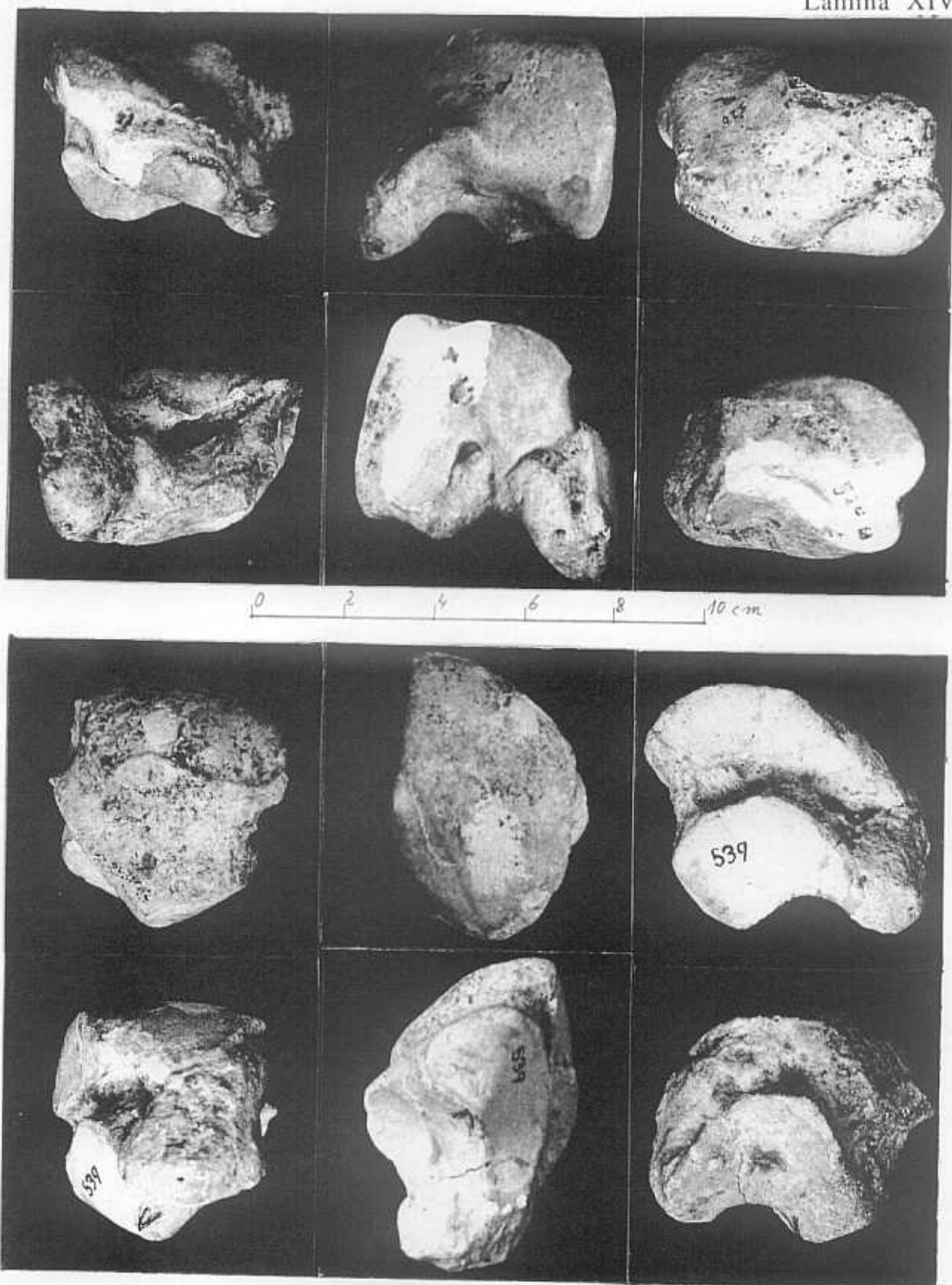


Lámina XVPiramidal, 541, dcho.

cara dorsal

cara proximal

cara radial

cara palmar

cara distal

cara cubital

Trapezoides, 503 a, dcho.

cara dorsal

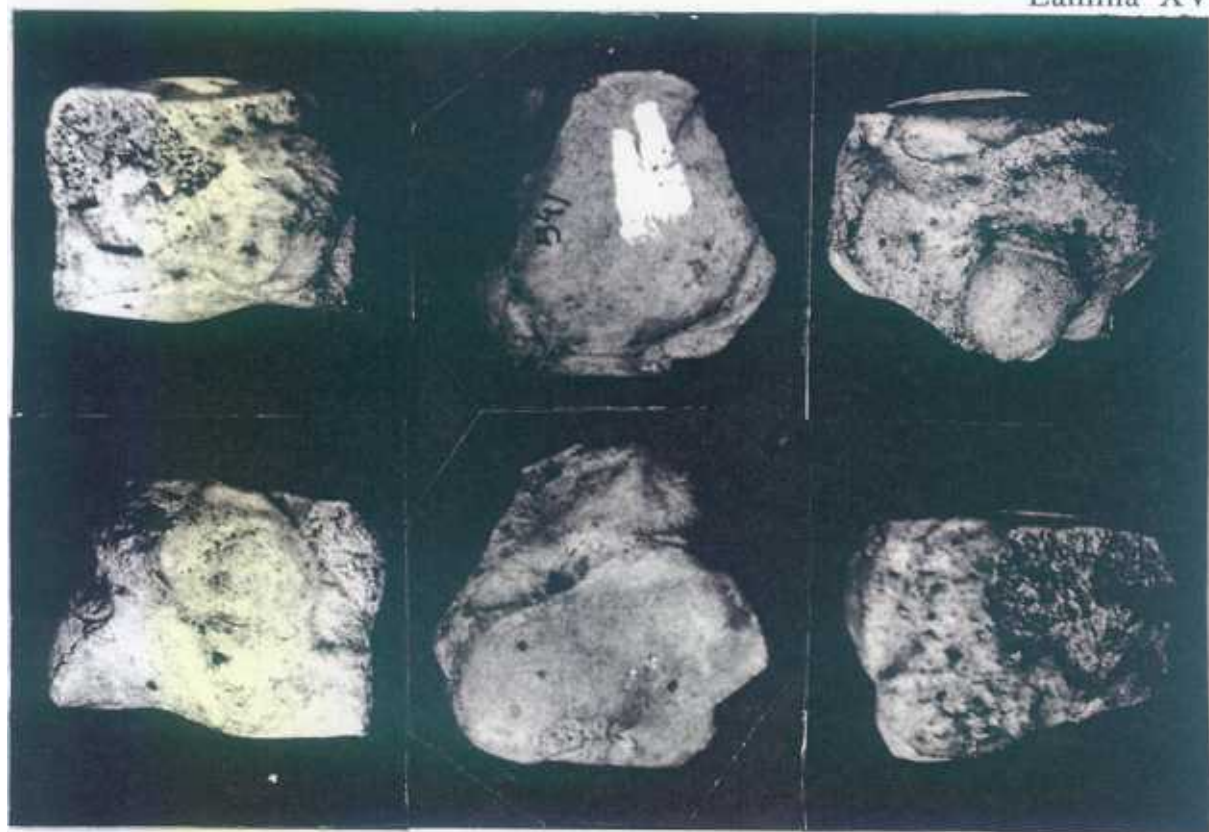
cara proximal

cara radial

cara palmar

cara distal

cara cubital



0 2 4 6 8 10 cm

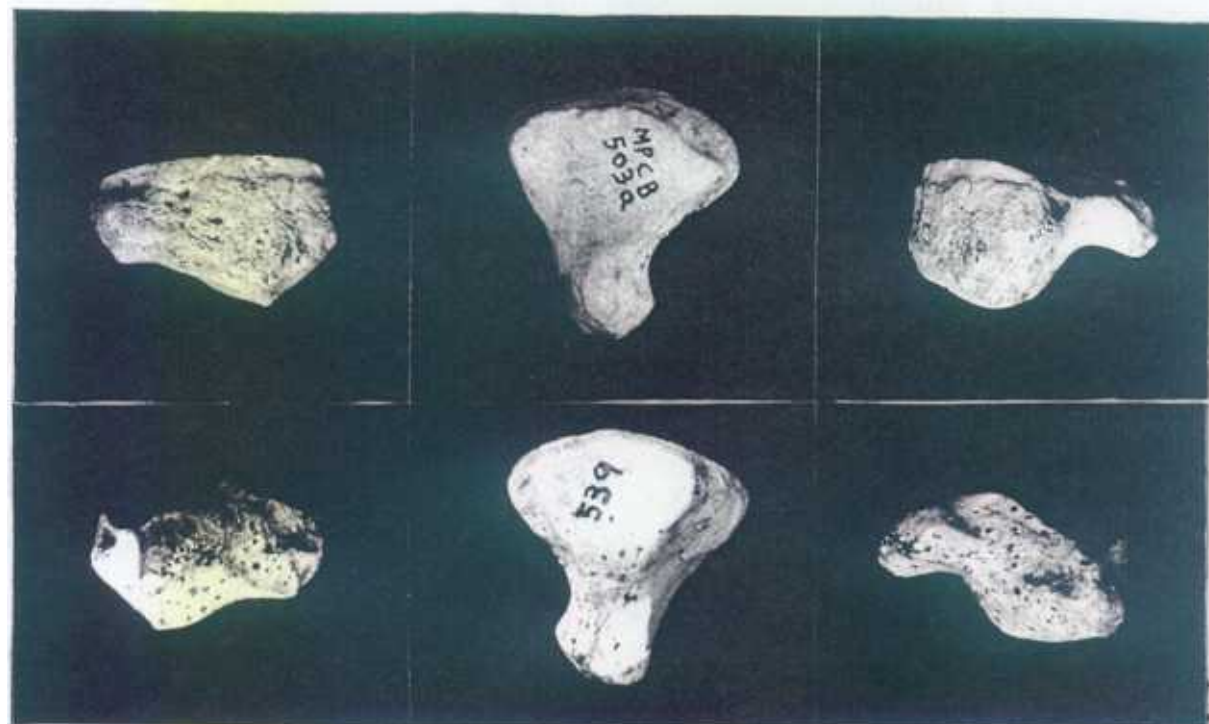


Lámina XVIGrande, 539, dcho.

cara dorsal

cara proximal

cara radial

cara palmar

cara distal

cara cubital

Ganchudo, 541, dcho.

cara dorsal

cara proximal

cara radial

cara palmar

cara distal

cara cubital



Lámina XVIIMetacarpiano II, 527, dcho.

cara dorsal

cara proximal

cara radial

cara palmar

cara distal

cara cubital

Metacarpiano III, 528 a, dcho.

cara dorsal

cara proximal

cara radial

cara palmar

cara distal

cara cubital

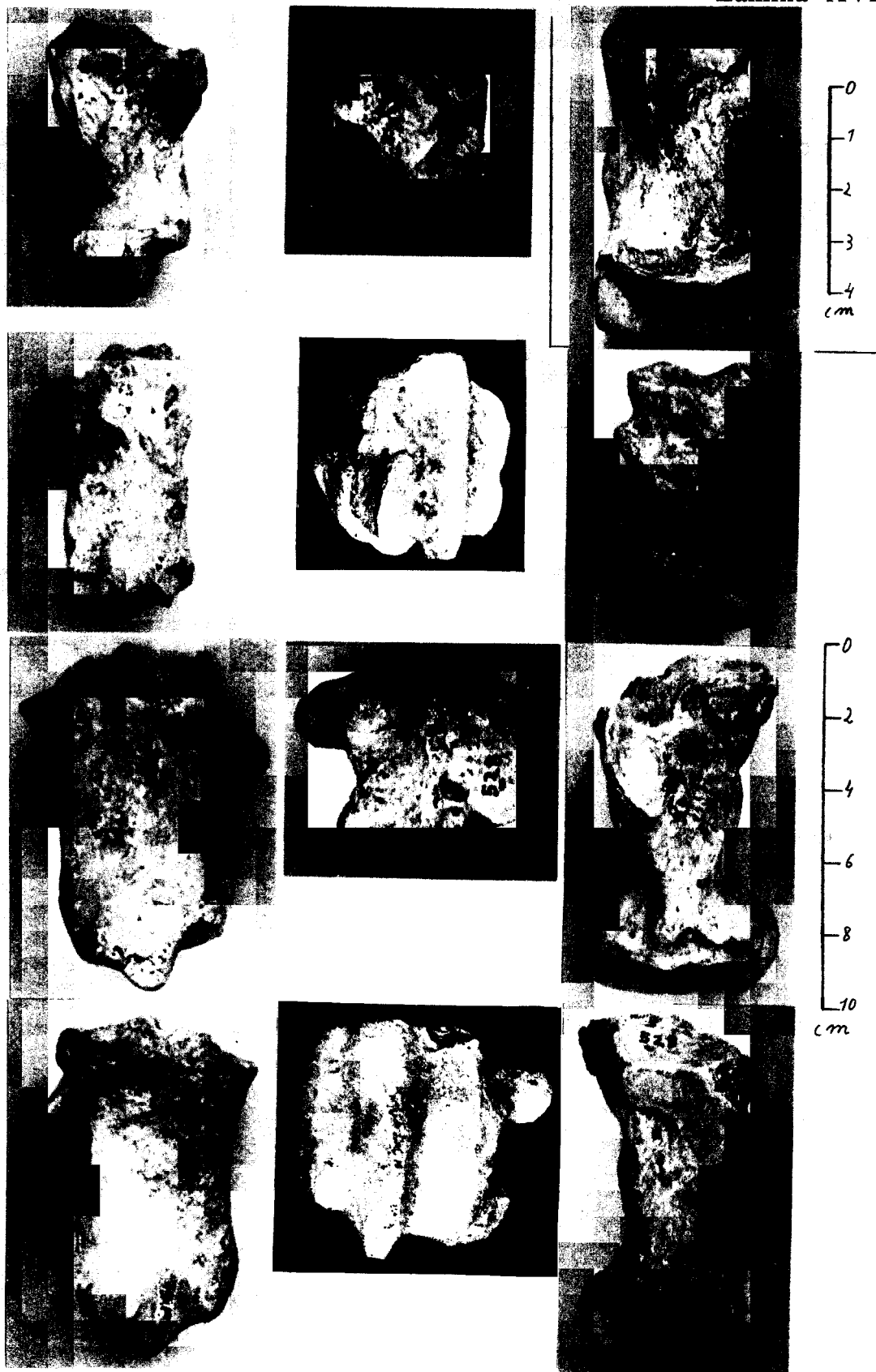




Lámina XVIIIMetacarpiano IV, 754, izq.

dorsal

palmar

radial

cubital

proximal

distal

Metacarpiano V, 754, izq.

dorsal

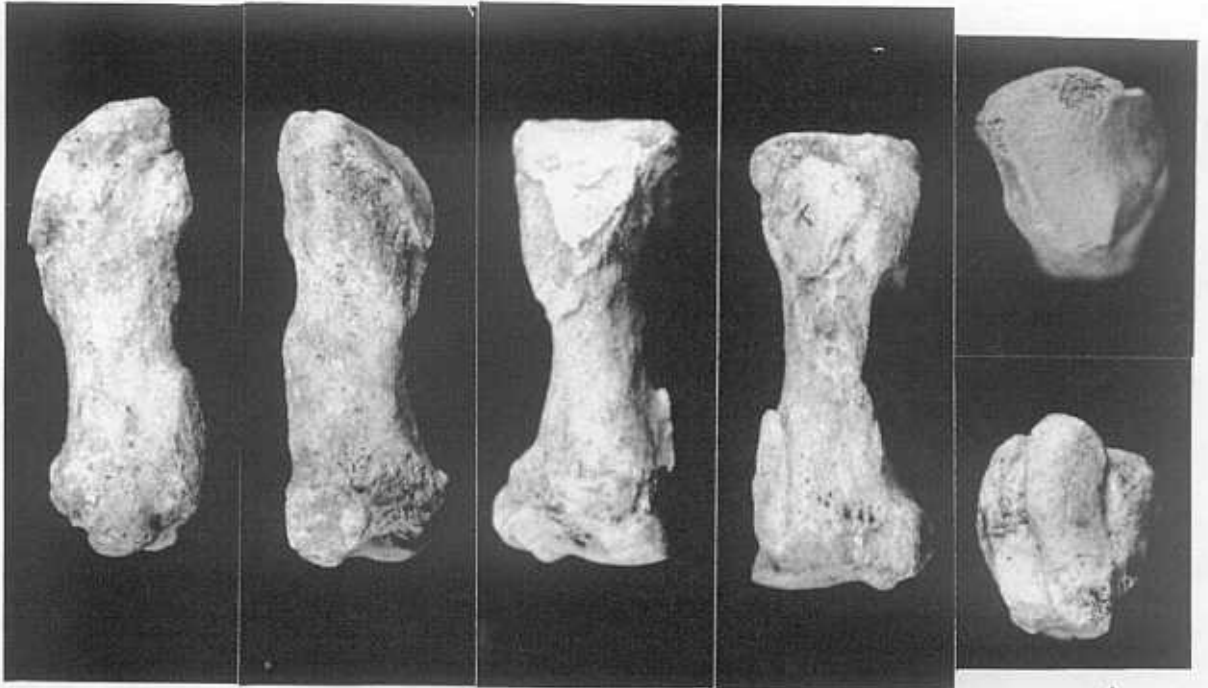
palmar

radial

cubital

proximal

distal



0 2 4 6 8 10 cm

0 2 4 cm

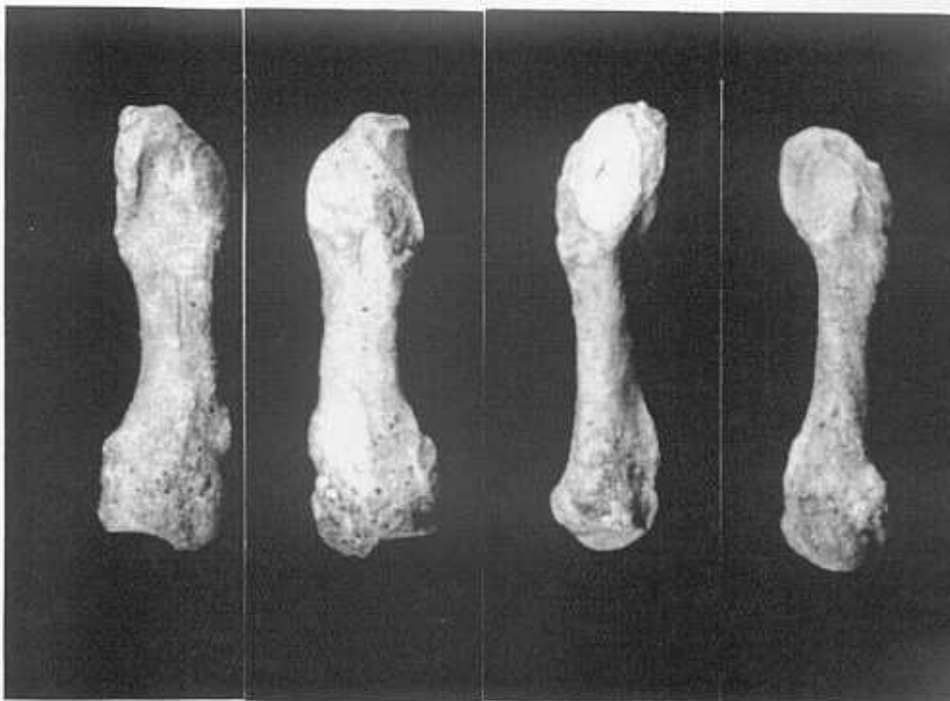


Lámina XIXDedo II. Falange 1ª, 533, dcha.

cara dorsal

cara proximal

cara radial

cara palmar

cara distal

cara cubital

Dedo III. Falange 1ª, 758, dcha.

cara dorsal

cara proximal

cara radial

cara palmar

cara distal

cara cubital

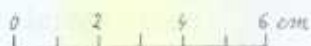


Lámina XXDedo II, Falange 2ª, 757, dcha.

cara dorsal

cara proximal

cara radial

cara palmar

cara distal

cara cubital

---

Dedo III, Falange 2ª, 758, dcha.

cara dorsal

cara proximal

cara radial

cara palmar

cara distal

cara cubital

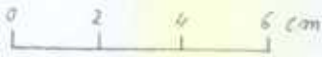


Lámina XXI

Dedo II, Falange 3ª, 757, dcha.

cara dorsal

cara palmar

cara radial

cara cubital

Dedo II, Falange 3ª, 758, dcha.

cara dorsal

cara palmar

cara radial

cara cubital

